Source : MNHN, Paris

Pl 260 c1
2° ex

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XLIV

FASCICULE UNIQUE

Jean-Marie DEMANGE

RECHERCHES SUR LA SEGMENTATION DU TRONC DES CHILOPODES ET DES DIPLOPODES CHILOGNATHES
(Myriapodes)

BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1967

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

P 260 c1

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XLIV

FASCICULE UNIQUE

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1967

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Tome XLIV, fasc. unique.

RECHERCHES SUR LA SEGMENTATION DU TRONC DES CHILOPODES ET DES DIPLOPODES CHILOGNATHES (Myriapodes)

par

Jean-Marie DEMANGE

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum

SOMMAIRE

AVERTISSEMENT 7

AVANT-PROPOS 9

PREMIÈRE PARTIE : **GÉNÉRALITÉS ET MORPHOLOGIE SUCCINCTE** .. 11

DEUXIÈME PARTIE : **LES ANNEAUX THORACIQUES ET LEURS APPENDICES CHEZ LES DIPLOPODES CHILOGNATHES.** 13

INTRODUCTION 13

MÉTHODES ET MATÉRIEL UTILISÉS 16

Chapitre I. — LA MUSCULATURE 17

A. — **Colobognatha** 18

a) Musculature dorso-ventrale (trachéo-dorsale et sterno-dorsale). 18
b) Musculature longitudinale dorsale 20

B. — **Nematophora** 20

1) *Callipoidea* 20

a) Musculature dorso-ventrale (trachéo-dorsale et sterno-dorsale). 20
b) Musculatures trachéo et sterno-ventrales 22
c) Musculature trachéo-coxale intersegmentaire 23
d) Musculature longitudinale ventrale 25
e) Musculature longitudinale dorsale 25

Source : MNHN, Paris

2) *Craspedosomoidea* 25

3) *Chordeumoidea* 25

Sexe femelle.

a) Musculature dorso-ventrale (trachéo-dorsale et sterno-dorsale). 25
b) Musculature sterno-ventrale 26
c) Musculature trachéo-coxale intersegmentaire 28
d) Musculature longitudinale ventrale 28
e) Musculature longitudinale dorsale 28

Sexe mâle.

C. — **Progonophora** 28

1) *Spirostreptoidea* 28

a) Musculature dorso-ventrale (trachéo-dorsale et sterno-dorsale). 28
b) Musculatures trachéo et sterno-ventrales 31
c) Musculature trachéo-coxale intersegmentaire 31
d) Musculature trachéo-scléritale 32
e) Musculature longitudinale ventrale 32
f) Musculature longitudinale dorsale 33

2) *Polydesmoidea* 33

a) Musculature dorso-ventrale (trachéo-dorsale et sterno-dorsale). 33
b) Musculatures trachéo et sterno-ventrales 33
c) Musculature trachéo-coxale intersegmentaire 33
d) Musculature longitudinale ventrale 33
e) Musculature longitudinale dorsale 36

D. — **Anocheta** 36

Spiroboloidea 36

a) Musculature dorso-ventrale (trachéo-dorsale et sterno-dorsale). 36
b) Musculatures trachéo et sterno-ventrales 37
c) Musculature trachéo-coxale intersegmentaire 37
d) Musculature trachéo-scléritale 37
e) Musculatures longitudinales ventrale et dorsale 37

E. — **Iuloidea** 37

a) Musculature dorso-ventrale (trachéo-dorsale et sterno-dorsale). 37
b) Musculatures trachéo et sterno-ventrales 39
c) Musculature trachéo-coxale intersegmentaire 39
d) Musculatures longitudinales ventrale et dorsale 39

Chapitre II. — INTERPRÉTATION DES FAITS 40

A. — **Muscles directeurs et position des membres dans les diplosegments** 41

B. — **Translation des pattes chez les Spiroboloides** 43

C. — **Interprétation du thorax des Diplopodes Chilognathes** 44

1) *Vestiges des pattes thoraciques disparues* 46

a) Sclérites intercalaires 46

Source : MNHN, Paris

2) *Les diplosegments II, III et IV* 50

3) *Le diplosegment thoracique IV et le platosternite* 52

4) *Le premier anneau thoracique ou collum* 54

a) Musculature dorso-ventrale 55

b) Musculatures longitudinales ventrale et dorsale 56

D. — **Conclusions** 59

Chapitre III. — LES ORGANES GÉNITAUX EXTERNES (PÉNIS ET VULVES). LEURS ORIGINES ET LEUR IMPORTANCE DANS L'INTERPRÉTATION DE LA SEGMENTATION THORACIQUE 60

A. — **Les vulves** 60

1) *Importance des vulves dans l'interprétation du thorax* 60

2) *Musculature et ses rapports avec la deuxième paire de pattes* ... 63

a) Callipoidea 62

Deuxième paire de pattes 63

Vulve et sac vulvaire 65

b) Chordeumoidea 65

c) Spirostreptoidea 65

Harpagophoridae 65

d) Polydesmoidea 68

Polydesmus 68

Oxydesmus 69

e) Spiroboloidea 70

f) Iuloidea 70

B. — **Le pénis** 72

C. — **Comparaisons de la musculature des organes génitaux externes et conclusions** 75

D. — **La disposition des appendices dans les diplosegments thoraciques des Diplopodes Chilognathes** 77

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS DE LA SECONDE PARTIE 80

TROISIÈME PARTIE : **LES APPENDICES COPULATEURS OU GONOPODES** 81

Chapitre I. — LES GONOPODES ET LEURS RAPPORTS AVEC LE SAC GONOPODIAL 83

Chapitre II. — MUSCULATURE DES GONOPODES 87

A. — **Nematophora** 87

1) *Callipoidea* 87

a) Angiocoxite 88

b) Télopodite et colpocoxite (pseudoflagelle) 89

2) *Lysiopetaloidea* 90

3) *Craspedosomoidea* 91

Source : MNHN, Paris

B. — **Progonophora** 91

1) *Spirostreptoidea* 91

a) Spirostreptidae 91

b) Harpagophoridae 94

2) *Polydesmoidea* 95

C. — **Anocheta** 96

1) *Spiroboloidea* 96

a) Pachybolides 100

b) Rhinocricus 103

2) *Cambaloidea* 105

a) Cambalidae 105

b) Pseudonannolenidae 106

D. — **Iuloidea** 108

Peltogonopodes (P. 8) 109

Gonopodes (P. 9) 110

E. — **Musculatura des ébauches gonopodiales** 111

Chapitre III. — DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS 113

A. — **Le « télopodite » des Spiroetreptides et de Callipus, et la poche coxale des Diplopodes. - Le flagellum des Iulides et Cambalides et le crochet coxal des Polydesmides** 115

Chapitre IV. — ORIGINE DES GONOPODES 117

A. — **Évolution de la 9e paire de pattes au cours du développement postembryonnaire** 117

Développement des ébauches 117

B. — **Les vestiges de la 9e paire de pattes chez les Spiroetreptidae.** 121

1) *Introduction* 121

2) *Musculature des vestiges* 122

3) *Remarques* 124

C. — **Les vestiges de la 9e paire de pattes chez les Cambaloidea..** 125

D. — **Interprétation des faits et conclusions** 126

Chapitre V. — LA SEGMENTATION APPARENTE DU TRONC ET LES GONOPODES 130

A. — **Cas particulier des Callipus** 131

RÉSUMÉ ET CONCLUSION DE LA TROISIÈME PARTIE 135

QUATRIÈME PARTIE : **SEGMENTATION DU TRONC CHEZ LES CHILOPODES** 139

INTRODUCTION 139

Source : MNHN, Paris

Chapitre I. — MUSCULATURE LONGITUDINALE DORSALE 141

A. — **Scolopendromorphes** 141

a) Couche profonde 141
b) Couche superficielle 144

B. — **Lithobiomorphes** 144

a) Couche profonde 144
b) Couche superficielle 144

C. — **Scutigéromorphes** 145

a) Couche profonde 145
b) Couche superficielle 145

Chapitre II. — INTERPRÉTATION DES FAITS 146

A. — **Zone perturbée des 7e et 8e segments des Scolopendromorphes et des Lithobiomorphes** 147

1) *Cas de Scolopendra* 148

2) *Cas de Ethmostigmus* 149

3) *Cas de Lithobius* 150

B. — **Musculature tergo-coxale et peratergo-sternale. Interprétation du 7e métamère macrotergal de Scutigera** 152

C. — **Innervation du tégument des tergites** 155

Chapitre III. — DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE 157

1) *Lithobiomorphes* 157

2) *Scutigéromorphes. Comparaison avec les Lithiobiomorphes* 162

Conclusions 163

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS DE LA QUATRIÈME PARTIE 165

CINQUIÈME PARTIE : **ESSAI DE COMPARAISON DES SEGMENTATIONS DU TRONC DES CHILOPODES ET DES DIPLOPODES CHILOGNATHES** 167

A. — **Existence d'une zone segmentaire perturbée chez les Diplopodes et les Chilopodes** 167

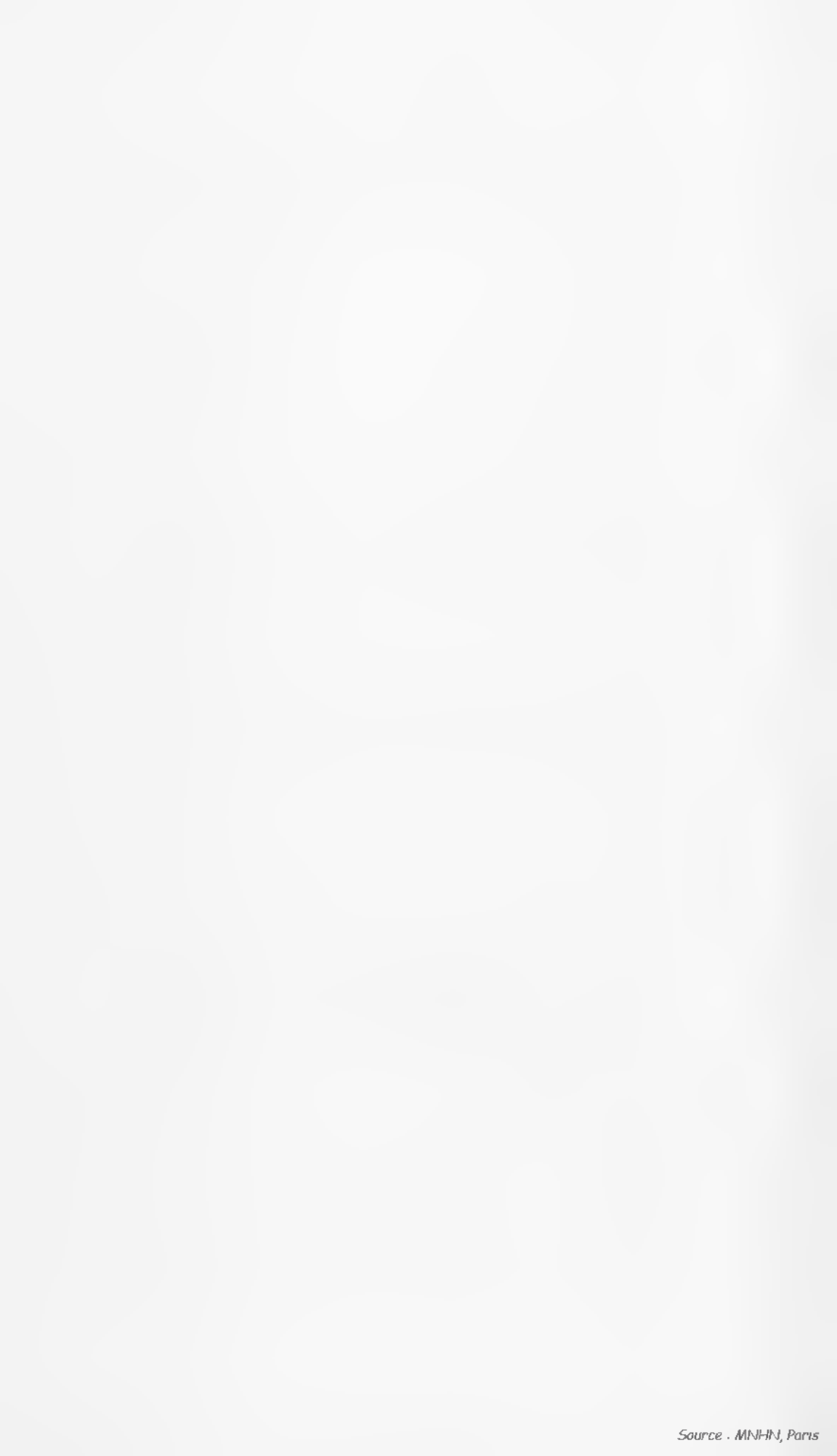
B. — **Le bloc bisegmentaire des Chilopodes** 169

C. — **Essai de comparaison** 170

Conclusions 172

CONCLUSIONS GÉNÉRALES 173

Source : MNHN, Paris



Source . MNHN, Paris

AVERTISSEMENT

Le présent travail n'a pas la prétention d'être complet. Nous avons seulement cherché à résoudre un certain nombre de problèmes, liés les uns aux autres, négligés depuis trop longtemps et qui deviennent brûlants par suite des changements multiples survenus dans la systématique. Ces questions sont toujours restées pendantes, et les hypothèses contradictoires s'affrontent dans les mêmes conditions que jadis sans que des recherches anatomiques n'aient jamais été entreprises pour en vérifier le bien-fondé.

L'historique de chaque question a été réduit au strict minimum. Les grandes lignes sont rappelées uniquement pour poser le problème car s'il nous avait fallu, chaque fois, analyser l'évolution des idées des auteurs, le volume de ce mémoire aurait été doublé. Les lecteurs que ces points particuliers intéresseraient voudront bien se reporter aux ouvrages de synthèse publiées par K. W. VERHOEFF in « *Bronn's Tierreichs* ».

C'est à dessein que l'essentiel seulement de nos documents est publié; les exposer en totalité aurait allongé considérablement le texte. De nombreuses espèces ont été étudiées, offrant souvent des variations dans les dispositions musculaires. Nous n'avons pas cherché à décrire longuement et minutieusement chaque type de musculature rencontrée, mais plutôt à dégager un plan structural général, avec les muscles caractéristiques communs à plusieurs groupes. Peu importe que tel ou tel muscle se dédouble chez certaines espèces, ou que tel autre possède un nombre de fibres plus faible. Ce qui intéresse ce sont les points d'insertion et le fait que tel muscle existe ou pas. Nous nous réservons de reprendre ultérieurement l'étude des variations pouvant se présenter chez les différentes espèces. Nous utilisons les muscles comme indicateurs morphologiques, afin de dégager les plans de construction, et de comparer entre eux les différents groupes de Chilognathes et les divers organes, comme les pattes ambulatoires, les vulves, les pénis, les gonopodes.

C'est également dans un but de simplification, pour faciliter la lecture et la compréhension de ce travail, que les coupes sagittales des segments antérieurs du corps des Diplopodes, les comparaisons des anneaux entre eux et des faisceaux longitudinaux dorsaux des Chilopodes, sont purement schématiques. Les puissances respectives des muscles ne sont pas respectées car ce qu'il importe de montrer c'est, avant tout, les points d'insertion. Pour dégager ceux des muscles trachéo-dorsaux et trachéo-ventraux, les faisceaux longitudinaux ventraux des Diplopodes ont été généralement reportés au second plan des figures. Les muscles homologues et directeurs sont de même couleur ou de même trame.

La présentation de figures multiples a été préférée à des descriptions longues et compliquées. Nous avons, généralement, choisi l'illustration schématique au lieu des dessins représentant les muscles en place, dans leurs volumes exacts, dessins dans lesquels il est impossible de localiser avec précision, non seulement les pièces sclérifiées, mais aussi les insertions des muscles sur ces pièces.

La morphologie externe a été traitée dans le même esprit et le chapitre qui la concerne a été envisagé seulement comme aide-mémoire pour un lecteur non averti. Les gonopodes, par exemple, sont très complexes et leur description demanderait de longues pages et de nombreuses figures supplémentaires. Des descriptions plus complètes, indispensables à la compréhension des discussions, seront données chaque fois que cela sera nécessaire.

Notre travail n'est qu'une modeste contribution à l'analyse des nombreux problèmes posés par les Myriapodes. Il reste encore beaucoup à faire; malgré notre désir d'être aussi complet que possible, nous avons dû laisser de côté l'anatomie, très complexe, de la tête, ainsi que les problèmes de sa segmentation

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

et de la nature du gnathochilarium. Traiter de ces questions nous aurait entraîné beaucoup trop loin, et obligé à sortir du cadre auquel nous désirions limiter nos recherches. De même l'analyse du développement post-embryonnaire n'a pu qu'être effleuré, le système nerveux laissé de côté (1) et l'embryologie abandonnée à regret, faute de temps. Il est d'ailleurs dans nos intentions de poursuivre ultérieurement nos recherches dans ce sens et d'envisager la réduction métamérique sous un angle plus général.

(1) Rappelons que Pie. Ravoux, dans son remarquable mémoire, a étudié, très en détail, le système nerveux des Symphyles, mais sa discussion de la segmentation ne repose, presque exclusivement, que sur la musculature.

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Les Myriapodes, on le sait, ont fait l'objet d'un grand nombre de travaux puisque l'on peut compter environ 5 000 titres, dont la plus grande partie, il est vrai, est consacrée à la systématique. Pauvre malheureusement est la littérature traitant de la morphologie, dont J. R. Denis et son école nous ont ouvert la voie. Les homologies proposées pour les pièces squelettiques ne font appel qu'à la forme externe ou à l'existence de sillons, replis et sclérites plus ou moins bien individualisés. Partant de ces documents, des hypothèses contradictoires sont émises et donnent lieu à des controverses qui persistent encore aujourd'hui. C'est ainsi que la plupart des mêmes questions se posent toujours chez les Myriapodes; entre autres la nature des segments thoraciques, encore mal élucidée, et même la limite à attribuer au thorax. La nature des organes génitaux, vulves et pénis, reste à préciser ainsi que la position des gonopodes, base de la systématique moderne. L'origine appendiculaire de ces gonopodes est maintenant incontestée, mais on discute encore de savoir si le « télopodite » des pièces copulatrices est bien un télopodite, et l'on n'est pas certain que la totalité de l'appendice subsiste chez tous les groupes. L'emplacement des appendices ambulatoires, leur appartenance à tel ou tel anneau, surtout dans le thorax, sont imprécis. La position apparente des appendices ne correspond pas toujours à la position morphologique réelle car il existe des décalages; certains appendices sont atrophiés, ou transformés, ou considérablement réduits. La 9e paire de pattes apparente, contenue dans le VIIe anneau, gonopodial, est-elle vraiment la 9e, et véritablement la paire postérieure de cet anneau ? La question est d'importance car c'est généralement cette paire d'appendices qui se transforme en gonopodes ou paragonopodes chez certains groupes.

Les Chilopodes, à leur tour, soulèvent de multiples problèmes dont les questions restent sans réponse malgré les efforts des spécialistes. A notre connaissance, par exemple, l'homologue du segment forcipulaire, s'il existe, n'a pas encore été situé de façon satisfaisante chez les Diplopodes.

Certaines anomalies des formules stigmatiques et de la segmentation dorsale des *Lithobius* et Scutigère, avec leurs métamères à grand tergite et petit tergite alternés, n'ont pas encore été expliquées. Le développement post-embryonnaire du *Lithobius*, avec ses apparitions anarchiques de segments, n'a fait l'objet d'aucun essai d'interprétation particulier.

Nous avons porté notre attention, plus particulièrement, sur des problèmes morphologiques qui ont directement ou indirectement des rapports avec la systématique des Myriapodes, souvent imprécise.

⁂

Le présent travail a été réalisé au Laboratoire de Zoologie du Muséum (Arthropodes) de Paris et c'est avec une douloureuse émotion que je rends hommage à la mémoire de M. le Professeur Louis Fage, Membre de l'Institut, qui m'a accueilli si chaleureusement dans ce Laboratoire et s'est personnellement intéressé à mes premières recherches.

M. le Professeur Pierre-Paul Grassé, Membre de l'Institut, m'a fait le grand honneur d'accepter la direction de cette thèse; je tiens à lui exprimer ici ma profonde et respectueuse gratitude.

Mes remerciements et ma très vive reconnaissance vont à M. le Professeur Max Vachon, Directeur du Laboratoire, à qui je dois mon introduction dans la Maison. Grâce à son appui et à ses conseils, j'ai pu envisager, avec confiance, l'étude d'un groupe aussi difficile que les Myriapodes. Il a toujours suivi mes travaux de recherches avec une bienveillante attention et n'a cessé de me prodiguer ses encouragements.

Source : MNHN, Paris

Je remercie M. le Professeur Bernard POSSOMPÈS d'avoir bien voulu accepter, si aimablement, de faire partie du jury appelé à juger les résultats de mon travail.

M. le Professeur J.-R. DENIS, de la Faculté des Sciences de Dijon, a bien voulu m'encourager dans la poursuite de mes recherches et m'a dispensé, sans compter, ses immenses connaissances morphologiques. Son amicale hospitalité, au laboratoire Grimaldi de Saint-Jean-de-Losne, m'a profondément touché.

Je ne peux oublier les longues conversations, les nombreuses discussions, si fructueuses et l'extrême patience avec laquelle M. André BADONNEL, sous-directeur du Laboratoire, a suivi la mise au point de ce travail. Pour les longues heures qu'il m'a si largement dispensées je le remercie tout particulièrement.

Je remercie, enfin, tous ceux qui m'ont aidé dans ma tâche au laboratoire et plus particulièrement M. Maurice GAILLARD pour l'exécution des planches en couleur qui illustrent ce volume.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

GÉNÉRALITÉS ET MORPHOLOGIE SUCCINCTE

La classe des Diplopodes renferme une grande diversité de formes rangées en deux sous-classes : Chilognathes, la seule qui nous intéresse ici, et Pséla phognathes, dont le type est *Polyxenus lagurus*.

Les Chilognathes sont de dimensions diverses, variant de 2 ou 3 mm à 300 mm. Les plus grandes espèces sont des formes exotiques, comme les Spirostreptes et les Spiroboles.

Les téguments sont sclérifiés et imprégnés de sels calcaires qui les rendent très résistants. Le corps peut être divisé en trois parties : la tête, le tronc et le telson.

Le tronc est constitué par des diplosegments. La question de la structure d'un diplosegment n'est pas encore résolue et plusieurs hypothèses sont proposées. Pour les uns, c'est l'association de deux segments simples (Latzel, Heathcote, Silvestri, Verhoeff). Pour les autres (Rossi, Pflugfelder), il s'agit d'une division incomplète d'un ensemble de deux ou plusieurs segments. Récemment Pflugfelden (1932) a confirmé par l'embryologie cette façon de voir chez *Platyrhacus amauros*. Pour lui la segmentation du tronc résulte d'une fragmentation en macrosomites de 1er, 2e et 3e ordre, puis de ces derniers en microsomites qui sont les segments simples. Ce sont les macrosomites de 3e ordre, incomplètement divisés en microsomites, qui sont les diplosegments.

Le nombre de ces diplosegments est fixe : 26 à 32 (Chordeumoidea, Craspedosomoidea), 19 ou 20 (21-22, 28) (Polydesmoidea), 11 ou 12 (Pentazonia) ; ou variable : jusqu'à 69 (Iuloidea), 45 à 62 (Callipoidea), jusqu'à 80 (Spirostreptoidea).

Suivant que l'on considère les segments moyens ou antérieurs, on trouve des différences qui permettent de donner la valeur d'un thorax à l'ensemble des quatre premiers (1) par opposition aux suivants qui sont dits abdominaux.

L'anneau abdominal complet porte deux paires d'appendices, deux sternites et deux paires de stigmates. C'est un arc pleurotergal (les Colobognathes présentent néanmoins des régions pleurales distinctes), les sternites restant entièrement libres (Nematophora), ou gardant des contours distincts tout en adhérant à l'arc (Iuloidea, Spirostreptoidea). Chez les Polydesmoidea les sternites sont si étroitement soudés à l'arc peurotergal qu'ils ne sont plus distincts, l'anneau étant parfaitement continu.

Le double segment présente un étranglement transversal délimitant une région antérieure ou prozonite, et une région postérieure, plus longue ou métazonite. Le fond de l'étranglement est généralement souligné par un sillon dénommé suture. Le bord postérieur de l'anneau n'est que le pli d'une certaine zone rabattue vers l'intérieur (fig. 39). Si l'on étale le fragment replié on s'aperçoit que la suture est sensiblement au milieu de l'anneau.

Le collum, premier anneau du corps, présente une formation identique (repli) dans sa portion antérieure. Les métazonites sont, chez certains groupes, marqués de boursouflures (Craspedosomoidea) qui, souvent, se transforment en épanouissements aliformes (Polydesmoidea). A partir du Ve ou VIe anneau, latéralement, au voisinage de la suture ou sur les boursouflures ou excroissances aliformes, se rencontre une paire de pores en relation avec des glandes dites répugnatoires.

Thorax.

Les anneaux thoraciques sont particuliers, nous le verrons dans la seconde partie. Les trois premiers sont incomplets, en ce sens que les bords ventraux de

(1) Les auteurs s'entendent actuellement pour désigner par thorax les trois premiers anneaux du tronc. Voir chapitre II D (deuxième et cinquième parties), les raisons pour lesquelles, d'accord avec F. Silvestri (1903) et C. Attems (1914), nous considérons les quatre premiers anneaux comme thoraciques.

Source : MNHN, Paris

l'arc pleurotergal laissent subsister entre eux un espace membraneux dans lequel se meuvent, librement, les sternites et les membres auxquels ils sont associés. Même chez les groupes où l'arc pleurotergal des segments abdominaux est complètement soudé aux sternites, ceux-ci et les membres restent libres au niveau du thorax. Le premier anneau, ou collum, est apode, le second ne possède qu'une seule paire de pattes, de même que les deux suivants.

Sternites.

Ils sont situés à la face ventrale des diplosegments et portent les appendices Ils sont soudés à l'arc pleurotergal ou complètement libres. Dans ce cas ils sont susceptibles d'être déplacés vers l'avant ou vers l'arrière, ce qui a pour conséquence l'impossibilité de déterminer, avec exactitude, l'appartenance de tel ou tel sternite et des appendices correspondants à tel ou tel segment. C'est le cas, en particulier, des Callipoidea, Chordeumoidea et Craspedosomoidea.

Chaque sternite (*s* - fig. 22 et 23) est une pièce pentagonale à bord apical taillé en pointe aiguë. De chaque côté de cette pointe s'articule une hanche ou coxa (*h*), base d'un appendice. Dans les angles latéraux, à proximité des coxae, s'ouvrent les « stigmates » (*st*) donnant accès à un grand vestibule, plus ou moins calcifié, dans lequel débouchent les trachées (*p tr*). Ce vestibule ou poche trachéenne sert de support à une puissante musculature. Les poches trachéennes perdent fréquemment leurs fonctions respiratoires en s'incrustant complètement et ne constituent plus que des apodèmes musculaires. C'est le cas notamment pour les premières paires de pattes thoraciques de tous les Chilognathes et les pattes ambulatoires des Callipoidea, Craspedosomoidea, Chordeumoidea, etc. En général, la poche trachéenne prend la forme d'une longue tigelle plus ou moins élargie lorsque les pattes restent libres.

Tous ces éléments, poches trachéennes, sternite et hanches sont étroitement liés et jamais il n'a été rencontré de poches trachéennes isolées du sternite et ce dernier séparé des hanches. Dans les premières paires de pattes, sternite et hanches sont même soudés en un *syncoxosternum* auquel sont associées les poches trachéennes (fig. 14, 15 et 32). La relation étroite entre l'appendice *sensu stricto* et les poches trachéennes justifie l'étude des muscles correspondants avec celle des appendices.

Pattes.

Les pattes ambulatoires sont formées d'un coxite et d'un télopodite comprenant : trochanter, préfémur, fémur, tibia, tarse et métatarse. Cette présentation n'est pas toujours la même. Il arrive que certaines pattes soient modifiées par des fonctions spéciales, notamment sexuelles (gonopodes par exemple).

La hanche, base de la patte, a sa partie interne souvent creusée d'une grande poche au fond de laquelle débouche un canal glandulaire. C'est le sac coxal (fig. 177-178 - *pc*). Il est évaginable et possède une musculature propre. Fréquemment la coxa se soude au sternite en un syncoxosternite, plus particulièrement dans les premières paires de pattes (fig. 14 - *sy*).

Chez le ♂, en dehors des gonopodes qui seront étudiés à part, certaines pattes, situées en avant ou en arrière du diplosegment gonopodial (VII°), sont modifiées parfois de façon si considérable que le télopodite a presque totalement disparu. La paire postérieure (*P.* 7) du double segment VI est transformée en un organe qui ne rappelle la patte ambulatoire que par sa division en articles. Les paires de pattes 10 et 11 peuvent être complètement atrophiées. Chez les Iuloidea, la première paire est réduite à des crochets (fig. 32).

Chez les ♀, quelques exemples d'atrophie des membres de la deuxième paire (*Callipus, Archichoneitus*) (fig. 46-47) ou seulement la fusion de la base des hanches en syncoxosternum (*Typhloblaniulus*) sont à mentionner.

Pattes copulatrices ou gonopodes.

Ces paires de pattes, situées dans le VII° anneau des ♂, ont subi des transformations considérables qu'il serait fastidieux de décrire. Néanmoins, il sera étudié quelques types dans la troisième partie consacrée à ces appendices.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

LES ANNEAUX THORACIQUES ET LEURS APPENDICES CHEZ LES DIPLOPODES CHILOGNATHES

INTRODUCTION

Il y a lieu de définir dès à présent les termes concernant la segmentation du corps des Diplopodes. Nous retrouverons très souvent dans le texte des termes comme segments et diplosegments.

Le segment typique comprend un sclérite dorsal ou tergite et un sclérite ventral ou sternite (1). Ces pièces sont reliées entre elles par une membrane dite pleurale. Chaque segment est relié au précédent et au suivant par des membranes dites intersegmentaires. Une coupe sagittale montre, dans la région antérieure des tergites, une invagination plus ou moins lamellaire interne ou phragma, prophragma ou diaphragme suivant les auteurs, phragmes sur lequel viennent s'insérer les muscles longitudinaux dorsaux. Ces muscles appartiennent typiquement à un seul métamère, et ce sont ces phragmes et non les membranes qui indiquent les limites du segment morphologique vrai ou métamère. Il faut distinguer le segment apparent du segment vrai.

Le métamère est donc limité, en avant, par la face postérieure de son phragma et, en arrière, par la face antérieure du phragma du segment suivant. Les limites du diplosegment, constitué de deux métamères, sont déterminées par les faces rostrale et caudale du phragma du métamère antérieur (2) de chaque groupe ou anneau.

Lorsque nous parlerons de diplosegment, il s'agira toujours de diplosegment apparent, et non du double métamère, car il n'est par certain *a priori* que le diplosegment véritable corresponde au diplosegment apparent, comme le montre la suite de cette étude. Par exemple, le collum est constitué par un diplosegment incomplet, comprenant un métamère et un fragment de métamère antérieur, le reste de celui-ci étant annexé par la capsule céphalique.

Chez les Diplopodes, les diplosegments abdominaux, appelés improprement segments par les myriapodologistes, portent deux paires d'appendices, mais les premiers anneaux du corps n'en présentent qu'une seule paire. Les trois premiers ont les bords ventraux de l'arc pleurotergal écartés, laissant un espace dans lequel les pattes jouent librement. Le premier anneau est apode et présente une pièce ventrale, la gula. Les deux suivants portent chacun une paire de pattes libres.

Le quatrième diplosegment, réputé abdominal (3) porte, lui aussi, une seule paire d'appendices ainsi que le cinquième, mais celui-ci uniquement chez les Spirobolides.

---

(1) L'existence de ce sternite, chez les Insectes du moins, est controversée. Certains auteurs comme O. F. Ferris (1940), H. Weber (1952) considèrent le sternite des Insectes comme un mythe. Toutefois H. Weber (1952) semble n'être pas convaincu, car il écrit que « si les sternites des Myriapodes... ne sont pas eux aussi subcoxaux » la théorie « est mort-née comme celle de G. F. Ferris. En outre les muscles longitudinaux ventraux exigeraient une nouvelle interprétation ».

(2) Nommé prophragma par suite de la disparition du phragma du métamère postérieur du diplosegment.

(3) Voir chapitre II et 3e partie les raisons pour lesquelles ce diplosegment est rattaché au thorax.

Source : MNHN, Paris

Pendant longtemps on a pu croire que la présence d'une seule paire de pattes au diplosegment IV (« medialring » de K. W. Verhoeff) était une disposition normale. Pour les auteurs, c'est un anneau semblable aux suivants mais auquel manque, presque constamment, la *paire de pattes antérieure* (Brölemann, 1935), la paire postérieure étant au contraire présente sous la forme ambulatoire. Selon H. W. Brölemann, W. Bigler a définitivement établi en 1913 qu'il s'agit bien d'une élimination des *membres antérieurs*, mais toutefois, dans certains cas, le sternite de ces membres peut subsister sous forme de platosternite chez les ♀ de Chordeumoides. W. Bigler figure d'ailleurs un platosternite auquel sont encore rattachés des membres rudimentaires (hétérochronie). Chez les autres groupes une paire de pattes atrophiées correspond au platosternite, membre antérieur du diplosegment IV. Il était admis, en outre, que les appendices ambulatoires fonctionnels des deux sexes, chez les Chordeumoides, étaient équivalents. Or, il n'en est rien (tableau p. 79), comme nous le verrons au chapitre II, C. La position des pattes et des vestiges du diplosegment IV des Chilognathes doit être inversée complètement, car c'est au contraire la paire *postérieure* qui est toujours atrophiée. De ce fait, il faut envisager un bouleversement complet dans les équivalences et l'ordre des paires de pattes chez les Diplopodes Chilognathes. Cette question sera traitée en détail au chapitre II.

Les structures diverses des premiers anneaux des Diplopodes amènent les auteurs à considérer certains d'entre eux comme thoraciques, en opposition avec les suivants qui sont abdominaux.

L'opinion généralement admise est que les trois premiers anneaux forment un thorax. L'argument avancé est que les orifices des conduits génitaux se trouvent en arrière de la 2e paire de pattes, c'est-à-dire entre le troisième et le quatrième anneaux. F. Silvestri (1903) a même divisé le corps des Diplopodes en pretronco, mesotronco, metatronco, mais ces termes n'ont pas été retenus. Pour C. Attems (1914), ce sont les quatre premiers anneaux qui représentent le thorax. Il se base sur le fait qu'ils ont chacun une seule paire de pattes (gula + trois ambulatoires) et que la première larve, à sa naissance, possède déjà les trois paires d'appendices. Nous considérons avec C. Attems que le IVe diplosegment appartient au thorax.

La disposition particulière des pattes dans les anneaux antérieurs a, bien entendu, retenu l'attention des myriapodologistes et fait l'objet de deux hypothèses qui s'opposent, basées sur l'origine simple ou double de ces anneaux.

La présence d'une seule paire d'appendices a conduit la plupart des auteurs (R. Latzel, R. Heymons, C. Attems, H. W. Brölemann, etc.) à considérer les segments thoraciques (les trois premiers) comme simples.

K. W. Verhoeff, à l'encontre de l'opinion admise, est partisan de la nature double des anneaux thoraciques, à l'exception du collum qui serait simple. Il se fonde sur la similitude de construction externe des segments thoraciques et abdominaux, et sur le fait que, pour lui, les organes génitaux externes de la ♀ (vulves) sont des vestiges d'appendices appartenant au diplosegment III. Il nomme les vulves, pour cette raison, cyphopodes. Cette façon de voir n'est généralement pas suivie, mais certains auteurs de langue allemande continuent à employer le terme de cyphopodes pour désigner les vulves et ils admettent l'exactitude de l'hypothèse de K. W. Verhoeff.

Récemment, S. M. Manton (1961), après une étude détaillée de la musculature des Diplopodes, organes génitaux exclus, admet d'une manière extrêmement prudente la nature double des anneaux du thorax. Néanmoins, en ce qui concerne la nature simple ou double du collum, l'auteur ne conclut pas, bien que « sa musculature dérive clairement de celle d'un segment typique du tronc » (p. 448).

Pflugfelder O. (1932) milite également en faveur de la nature double des segments thoraciques par suite de la présence, à leur niveau, de deux paires de sacs coelomiques (1). Nous-même, dans les différentes notes préliminaires publiées, avons soutenu la nature double des segments thoraciques, et nous nous rangeons à l'opinion de K. W. Verhoeff en ce qui concerne les organes génitaux externes. Quant au collum, nous avons démontré en 1965 qu'il était de nature double, mais qu'une partie du mélamère antérieur était annexée par la capsule céphalique.

(1) Après la rédaction de ce texte nous avons connaissance d'un travail de W. Nowak sur l'embryologie de *Glomeris marginata* Vill. Cet auteur est d'un avis contraire. Voir page 49.

Source : MNHN, Paris

En résumé, les avis sont très partagés et les arguments avancés ne sont pas toujours très convaincants. Les recherches n'ont jamais été approfondies et se sont appuyées surtout sur la morphologie externe. En dehors de F. SILVESTRI (1903) et S. M. MANTON (1961), encore que leurs études n'aient pas été conduites dans le but d'étayer telle ou telle hypothèse morphologique, nous ne connaissons aucun travail anatomique poussé.

***

Le groupe des Spirobolides possède une seule paire do pattes aux cinq premiers anneaux, le cinquième diplosegment étant pourvu d'une seule paire, à l'inverse des autres Diplopodes qui en portent deux. Le décalage dans la position des paires d'appendices constaté chez les Spirobolides, par rapport aux autres Chilognathes, amène F. SILVESTRI et K. W. VERHOEFF (1) à formuler deux hypothèses contradictoires.

F. SILVESTRI, partisan de la nature simple des segments thoraciques (les trois premiers), envisage un déplacement des pattes ambulatoires vers l'avant à partir du diplosegment V, de telle sorte que la paire antérieure de ce diplosegment se trouve au diplosegment IV, les appendices (3e) de cet anneau au diplosegment III, et ceux de celui-ci au second qui, en définitive, présente apparemment deux paires de pattes, le collum restant apode. Selon F. SILVESTRI, tout le matériel appendiculaire a subi un mouvement de translation vers l'avant à partir du diplosegment V.

K. W. VERHOEFF, pour qui la nature diplopodienne ne fait aucun doute, nie ce mouvement en le considérant comme une interprétation purement hypothétique. Il se base sur le fait que les paires de pattes 3 à 5 sont soudées à l'arc pleurotergal et qu'un déplacement ne peut se produire lorsque les liaisons musculaires naturelles sont établies et que les sternites sont soudés (cas des IVe et Ve anneaux). Il affirme, gratuitement d'ailleurs, qu'un sternite donné ne peut se lier à un arc pleurotergal étranger. Toutefois, il admet la possibilité d'un faible déplacement lorsque les pattes sont libres, comme c'est le cas des deux premières paires. L'hypothèse d'une soudure, après translation des pattes, n'est pas envisagée, ce qui serait à notre avis une explication valable cadrant avec les résultats des recherches anatomiques. Au contraire, pour K. W. VERHOEFF, le thorax étant constitué de diplosegments, le deuxième anneau a gardé ses deux paires de pattes originelles et le Ve en a perdu une paire. Se fondant sur la présence, apparente, de deux paires de pattes, les deux premières, au diplosegment II, et sachant que les orifices sexuels se situent en arrière de la deuxième paire, il conclut que chez les Spirobolides la vulve est le résultat de la transformation de la *paire de pattes antérieure* du diplosegment III, alors que chez les autres Diplopodes, dont le diplosegment II présente, apparemment, une paire d'appendices, les vulves représentent la *paire de pattes postérieure* du diplosegment III. Ce qui revient à dire qu'il y aurait une position différente des orifices des conduits sexuels suivant les groupes.

Selon K. W. VERHOEFF ces orifices auraient donc pu passer d'un métamère à un autre. Mais ceci n'est étayé par aucun fait anatomique, et l'on pourrait retourner à l'auteur le reproche qu'il adresse à F. SILVESTRI.

S. M. MANTON (1961) admet le déplacement des appendices chez les Spirobolides, mais on peut regretter que cet auteur ait adopté une numérotation séparée, prêtant à confusion, des sternites et des membres. En effet, pour S. M. MANTON le sternite 2 correspond à la paire de pattes I, le sternite 3 à la deuxième paire, etc.

Les hypothèses précédentes, brièvement résumées, et les controverses qui ont suivi leur publication, ne reposent que sur des données de morphologie externe. Seul F. SILVESTRI (1903) a publié une anatomie complète des Diplopodes qui, bien qu'entachée d'erreurs et de lacunes, est un sérieux travail de base. S. M. MANTON, plus récemment, a entrepris une étude analogue sur un plus grand nombre de groupes, mais il semble que ses recherches aient été axées essentiellement sur l'évolution de l'appareil locomoteur, et que les faisceaux musculaires n'aient été étudiés qu'en raison de leur rôle fonctionnel. Si des questions comme la nature des anneaux thoraciques sont traitées ce n'est qu'acces-

(1) R. E. SNODGRASS, en 1952, donne une interprétation complètement différente mais n'indique pas les raisons de ses opinions.

Source : MNHN, Paris

soirement, et en rapport avec la morphologie fonctionnelle. Malgré toute la précision qui a présidé à l'élaboration de ces séries de travaux, il reste encore des lacunes importantes dans notre connaissance de la musculature des Diplopodes et les erreurs ou les omissions ne sont pas rares. De nombreux problèmes sont encore à résoudre malgré les publications d'auteurs divers. Non seulement la nature du thorax des Diplopodes n'est pas encore élucidée (1), mais nous ne connaissons rien encore du collum (est-il simple ou double ?) de la nature des organes génitaux externes, pénis et vulves, des gonopodes et de leur transformation au cours du développement post-embryonnaire, etc.

C'est pour résoudre ces problèmes qu'en rapport avec des recherches sur le diplosegment gonopodial (VII[e]) et les gonopodes, une étude systématique de la musculature des premiers segments du corps des Chilognathes a été entreprise.

MÉTHODES ET MATÉRIEL UTILISÉS

Nous avons longuement hésité entre deux méthodes : dissections, coupes, pour finalement nous arrêter à la première. Les dissections fines ont permis de voir des détails ayant échappé à nos prédécesseurs.

Les individus ont été choisis, de préférence, parmi ceux fixés à l'alcool à 75° et ayant séjourné dans ce même liquide conservateur. Les Diplopodes fixés par les méthodes classiques au Bouin ou au formol et conservés dans ce dernier produit ne conviennent absolument pas aux dissections fines : les muscles deviennent cassants et s'effritent sous le scalpel. Nous avons remarqué qu'il était préférable d'effectuer les opérations à sec, immédiatement au sortir du liquide conservateur, le spécimen étant réhumidifié quelques secondes lorsque les muscles perdent de leur élasticité. Chaque muscle est suivi de son point de départ à son point d'arrivée, noté, dessiné et enlevé de la préparation afin de libérer le champ de travail. Plusieurs spécimens de chaque espèce ont été examinés ainsi et les pièces délicates, chez lesquelles les points d'insertion pouvaient être douteux, ont été montées dans le baume de M. André.

Certains exemplaires ont été débarrassés auparavant des sels calcaires imprégnant leurs téguments en les laissant séjourner un certain temps dans de l'acide trichloracétique à 50 % jusqu'à disparition des bulles de gaz.

Les petites espèces de Chordeumoidea, Craspedosomoidea, Iuloidea, ont été, en outre, montées en préparations microscopiques, après passage dans l'acide trichloracétique. L'animal avait été, au préalable, divisé longitudinalement en deux moitiés symétriques. Nous utilisons alors, pour l'examen, soit le microscope ordinaire, soit, plus généralement, le microscope à contraste interférentiel (procédé Nomarski).

Quelques coupes transversales au microtome ont été faites, mais certains détails nous ayant échappé de cette manière, cette méthode d'investigation a été abandonnée.

(1) Il est fait abstraction ici des quelques notes préliminaires que nous avons publiées depuis le choix de ce sujet.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

LA MUSCULATURE

La dernière classification de H. W. BRÖLEMANN, parue en 1935, dans la *Faune de France*, divise les Chilognathes en six ordres : Colohognatha, Nematophora, Progonophora, Anocheta, Zygocheta et Pentazonia.

Chacun de ces ordres a été étudié, à l'exception du dernier, mais nous nous sommes plus particullèrement attaché aux trois premiers, dont la presque totalité des sous-ordres ont été examinés.

La liste détalllée des espèces disséquées ne sera pas donnée; cela ne présenterait aucun intérêt car les différentes formes de chaque sous-ordre sont seusiblement identiques au point de vue musculaire. Il ne sera donc décrit, ici, dans le but de simplifier le texte et d'éviter les redites inutiles, qu'un ou deux types de chacun d'entre eux, suivant l'intérêt présenté.

Avant de donner la nomenclature utilisée, quelques remarques sont nécessaires. Nous définissons en effet les muscles par leurs points d'insertion, suivant la méthode de PH. RAVOUX (1958, 1962). Nous nous écartons ainsi de la nomenclature classique, reposant essentiellement sur l'orientation, la position et la fonction des faisceaux musculaires et utilisant des noms latins qui peuvent prêter à confusion (*involvens inferus* et *involvens inferior* par exemple). Nous appliquons le principe suivant : deux muscles sont homologues lorsqu'ils ont des points d'insertion également homologues. Ce critère est le seul valable et nous considérons qu'une analogie de fonction (homodynamie) ne peut servir pour démontrer une homologie morphologique.

L'utilisation de cette méthode nous a conduit à des conclusions qui sont parfois en contradiction avec celles de S. M. MANTON, dont nous comptions utiliser les travaux pour appuyer nos comparaisons; ces contradictions seront précisées ultérieurement (p. 40).

Nous distinguerons les faisceaux musculaires suivants :

1. — *Sternaux* :
   - *a*) sterno-ventraux (*s v*);
   - *b*) sterno-dorsaux ou latéro-dorsaux (*s d*).
2. — *Trachéaux* :
   - *a*) trachéo-tergaux ou latéro-tergaux (*t d*);
   - *b*) trachéo-ventraux (*t v*);
   - *c*) trachéo-coxaux, chiasmatique ou non (*t c*);
   - *d*) intra-trachéaux ou transversaux (*t t*),
3. — *Longitudinaux ventraux* (*l.v*).
4. — *Longitudinaux dorsaux* (*l.d*).

Bien que les études de F. SILVESTRI et S. M. MANTON aient été faites avec beaucoup de soin, la complexité de la musculature est telle et les méthodes employées si différentes que des erreurs et des confusions ont eu lieu dans la reconnaissance des points d'insertion des muscles. Nous ne sommes pas à l'abri nous-même de tels accidents.

Les musculatures seront décrites telles que nous les avons vues et les erreurs ou confusions de nos prédécesseurs se corrigeront d'elles-mêmes.

L'anatomie du collum étant très particulière par suite de l'existence de la gula et de sa proximité avec la tête, cet anneau sera étudié à part dans un chapitre spécial (chapitre II. - C. - 4°). Seuls sont mentionnés les muscles de la première paire de pattes, encore que certains d'entre eux seront étudiés en même temps que le collum comme, par exemple, ceux reliés à la capsule céphalique.

Source : MNHN, Paris

Les organes génitaux externes, pénis, vulves, gonopodes, feront l'objet de chapitres particuliers (chapitre III et troisième partie).

Les descriptions des musculatures ne sont envisagées que pour la seule moitié droite du corps à part quelques rares exceptions.

A. — COLOBOGNATHA

Plusieurs espèces de Colobognathes ont été étudiées par S. M. Manton et nous comptions baser nos comparaisons sur les figures et les données déjà publiées. Si, dans l'ensemble, celles-ci sont exactes, ce n'est pas toujours le cas pour la position de la musculature attribuée aux appendices. Il est, en effet, très difficile de situer exactement les deux paires de pattes d'un diplosegment chez les Colobognathes, car les sternites sont juxtaposés et leurs bords superposés. De ce fait, des faisceaux dorso-ventraux peuvent être confondus. De plus, il existe un décalage dans la position des paires de pattes qui se trouvent situées dans un diplosegment antérieur à celui auquel elles appartiennent réellement. Il en est de même, d'ailleurs, chez les Chordeumides et Craspédosomides, et en règle générale chez tous les Diplopodes à sternites libres. Les muscles de la paire de pattes antérieure d'un diplosegment donné peuvent ainsi être facilement attribués à la paire de pattes précédente ou suivante.

Il nous a semblé qu'une telle confusion a été faite. C'est pourquoi *Platydesmus lankesteri* Bröl. a été étudié. Nous aurons l'occasion, au cours des chapitres suivants, de préciser l'erreur commise au sujet des faisceaux directeurs dont nous avons déjà signalé l'existence chez d'autres Chilognathes (1962, 1963).

a) **Musculature dorso-ventrale [(trachéo-dorsale et sterno-dorsale) (fig. 1)].**

Gula. — Identique à celle des autres Chilognathes. Elle sera étudiée plus en détail chez les Spirobolides et les Spirostreptides.

P. 1. — Un muscle *sterno-latéro-dorsal* ($s\,d^1$) débutant au sternite et aboutissant dans le collum. Un faisceau partant du sternite que l'on peut assimiler à un *trachéo-dorsal* (1) ($t\,d.a^1$) et se rendant au bord antérieur du diplosegment II. En outre, il existe deux *trachéo-dorsaux postérieurs* ($t\,d.p^1$), le premier dans le diplosegment II, le second se rendant au diplosegment III. Un muscle *sterno-céphalique longitudinal* (non représenté).

P. 2. — Même musculature que précédemment, mais avec décalage d'un diplosegment, c'est-à-dire que le faisceau sterno-dorsal ($s\,d^2$) aboutit au diplosegment II, les trois autres ($t\,d.a^2$ et $t\,d.p^2$) aux anneaux III et IV.

P. 3. — Même musculature avec décalage d'un anneau.

P. 4. — Cette paire ne montre que deux muscles. Un *sterno-latéro-dorsal* ($s\,d^4$) inséré dans le diplosegment IV et un *trachéo-dorsal* antérieur ($t\,d.a^4$) rejoignant le bord antérieur du diplosegment V.

P. 5. — Deux faisceaux *trachéo-dorsaux postérieurs* ($t\,d.p^5$), le premier situé dans le milieu du V^e anneau, le second rejoignant le diplosegment suivant VI.

P. 6. — Deux faisceaux musculaires. Un *sterno-latéro-dorsal* ($s\,d^6$) dans le V^e anneau, un *trachéo-dorsal antérieur* ($t\,d.a^6$) au bord antérieur du diplosegment VI.

P. 7. — Deux *trachéo-dorsaux postérieurs* ($t\,d.p^7$). Un dans le diplosegment VI, l'autre rejoignant le bord antérieur du VII^e anneau.

P. 8. — Un *sterno-latéro-dorsal* ($s\,d^8$) aboutissant dans le diplosegment VI; un *trachéo-dorsal antérieur* ($t\,d.a^8$) inséré au bord du diplosegment VII.

P. 9. — (Gonopodes). Présentent comme les pattes ambulatoires normales deux muscles *trachéo-dorsaux postérieurs* ($t\,d.p^9$). Un dans le diplosegment VII, l'autre rejoignant le bord antérieur de l'anneau suivant VIII.

(1) Une portion de ce sternite est probablement d'origine « trachéenne », car les longitudinaux ventraux classiques s'y insèrent.

Source : MNHN, Paris

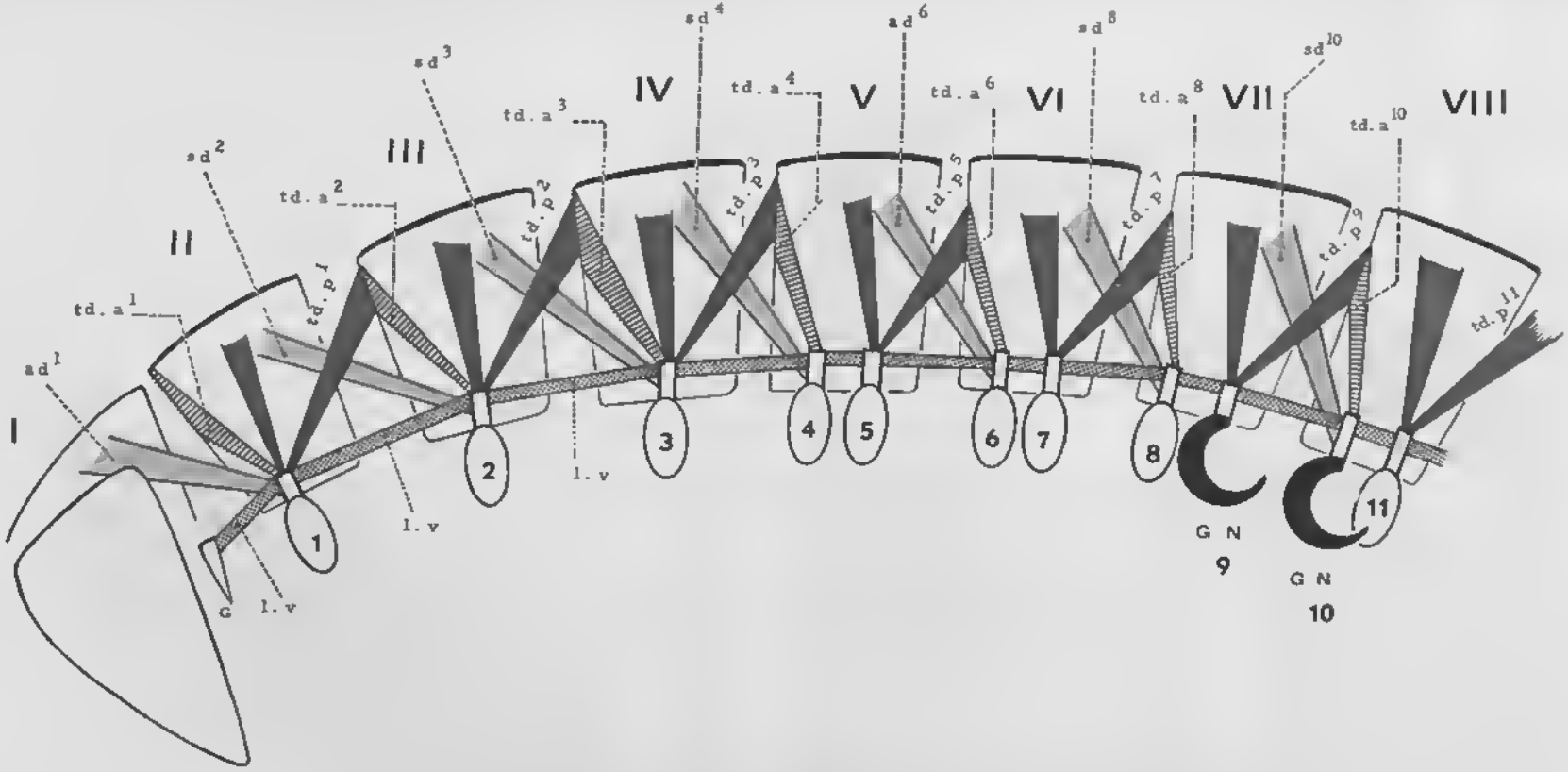


FIG. 1. — Coupe sagittale (côté droit, anneaux désarticulés) et musculature partielle schématisée de *Platydesmus lankesteri* Brölemann, ♂. Les deux gonopodes sont figurés par des crochets noirs. Seules les coxae des pattes ambulatoires sont représentées. Abréviation, voir page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices ambulatoires.

Source : MNHN, Paris

P. 10. — (Paragonopodes). Avec deux muscles : un *sterno-latéro-dorsal* (*sd*^{10}) dans le VII^{e} anneau, et un *trachéo-dorsal* (*t d.a*^{10}) au bord antérieur du diplosegment VIII.

b) **Musculature longitudinale dorsale** (fig. 2).

Cette musculature, chez les Colobognathes, est un peu différente de celle des autres Diplopodes. Si l'on rencontre une couche profonde classique, constituée de larges nappes musculaires parallèles (*l.d*) et une couche superficielle, cette dernière ne montre que deux faisceaux (*m.l*) issus, très latéralement, du phragma (*p*) du diplosegment. Ces faisceaux aboutissent au diplosegment précédent, au niveau de la suture (*su*) dans la région médiane du dos. Il n'y a, en résumé, qu'une série de muscles au lieu de deux à la couche superficielle.

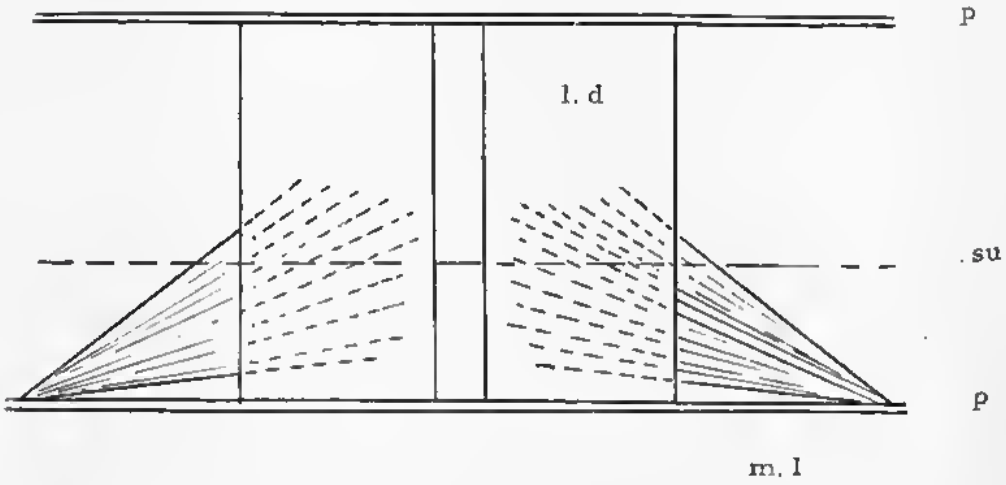


Fig. 2. — Musculature longitudinale dorsale schématique de *Polyzonium germanicum* Brandt vue de l'intérieur du corps. Abréviations, page 185.

B. — **NEMATOPHORA**

1. — *CALLIPOIDEA* (fig. 3).

a) **Musculature doreo-ventrale** (trachéo-dorsale et sterno-dorsale).

Gula. — Identique à celle des autres Chilognathes (voir Spirobolides-Spirostreptides).

P. 1. — Un muscle *sterno-dorsal* (*sd*^{1}) se rendant dans le collum; un faisceau *trachéo-dorsal antérieur* (*t d.a*^{1}) aboutissant au bord du diplosegment II; trois faisceaux *trachéo-dorsaux postérieurs* (*t d.p*^{1}) aboutissant au bord antérieur et dans la partie dorsale submédiane du III^{e} anneau et dans le milieu du diplosegment II. En outre, un muscle (*s c.p*^{1}) équivalent au faisceau sclérital des Spirostreptoidea (I) (fig. 4).

P. 2. — Musculature identique à la précédente, mais avec décalage d'un anneau. Toutefois, les deux faisceaux postérieurs (*t d.p*^{2} et *s c.p*^{2}) rejoignant l'anneau IV, débutent à proximité du sternite, à la base du pénis.

P. 3. — Même musculature que précédemment mais il n'existe qu'un seul faisceau *trachéo-dorsal postérieur* (*t d.p*^{3}).

P. 4. — Un faisceau *sterno-dorsal* (*s d*^{4}) et un faisceau *trachéo-dorsal antérieur* (*t d.a*^{4}) aboutissant au bord antérieur du diplosegment V.

(1) Un muscle *t.t.* poche trachéenne - tablier sternal, non figuré.

Source : MNHN, Paris

FIG. 3. — Coupe sagittale (coté droit, anneaux désarticulés) et musculature partielle schématisée de *Callipus foetidissimus* Savi ♂. La musculature du collum et les faisceaux longitudinaux ventraux n'ont pas été représentés pour la clarté du dessin. Voir figure 4 le détail des muscles de la base de la P. 1 en partie éliminée sur cette planche. Seules les coxae sont figurées. Poches trachéennes en noir. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments chiffres arabes : appendices.

Source : MNHN, Paris

P. 5. — Pas de muscle sterno-dorsal. Deux faisceaux *trachéo-dorsaux postérieurs* (*t d.p*^{6}), un dans la portion postérieure du métazonite du diplosegment V, un se rendant au bord antérieur du VI^{e} anneau.

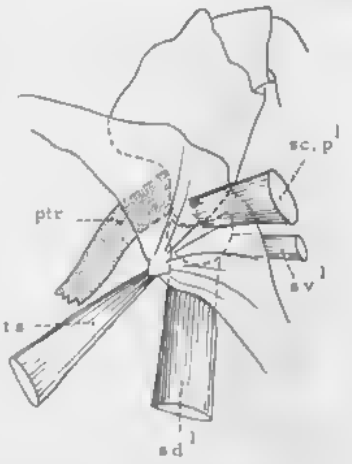


Fig. 4. — Détail de la base de la *P. 1* de *Callipus foetidissimus* Savi ♂ montrant notamment les points d'attache du muscle trachéo-sclérital (*t s*), du muscle postérieur *sc.p*^{1} non figurés dans la planche précédente. Les trachéo-dorsaux ne sont pas représentés de même que le faisceau du labitier. Seules les coxae sont figurées. Les poches trachéennes sont en noir. Abréviations, page 185.

P. 6. — Un muscle *sterno-dorsal* (*s d*^{6}) inséré dans le diplosegment V. Un *trachéo-dorsal antérieur* (*t d.a*^{6}) aboutissant au bord antérieur du VI^{e} anneau.

P. 7. — Pas de sterno-dorsal, mais deux *trachéo-dorsaux postérieurs* (*t d.p*^{7}). Un dans le VI^{e} anneau, un au bord antérieur du VII^{e} anneau.

b) **Musculatures trachéo et sterno-ventrales.**

Gula. — Néant.

P. 1. — Deux muscles *trachéo-ventraux* (*t v*^{1}), l'un se rendant dans le collum, le second dans le diplosegment II. Un faisceau *sterno-ventral* (*s v*^{1}) allant au collum. Un faisceau que l'on peut considérer comme appartenant au même groupe, partant du sternite et aboutissant latéralement en arrière de la tête (*s.o*).

P. 2. — Deux *trachéo-ventraux* (*t v*^{2}), l'un dans le diplosegment II, l'autre allant au diplosegment III. Un *sterno-ventral* (*s v*^{2}) allant dans le II^{e} anneau.

P. 3. — Deux *trachéo-ventraux* (*t v*^{3}) insérés au même point dans le diplosegment IV, et un *trachéo-ventral* (*t v*^{3}) dans le III^{e} anneau; un faisceau *sterno-ventral* (*s v*^{3}) dans le diplosegment III.

P. 4. — Un *trachéo-ventral* (*t v*^{4}) se rendant au V^{e} anneau; deux couches de *sterno-ventraux* (*s v*^{4}) dans le IV^{e} anneau.

P. 5. — Un *trachéo-ventral* (*t v*^{5}) inséré dans le diplosegment VI; un *sterno-ventral* (*s v*^{5}) dans le diplosegment V.

P. 6. — Un *trachéo-ventral* (*t v*^{6}) s'attachant également dans le VI^{e} anneau; un *sterno-ventral* (*s v*^{6}) dans le diplosegment V.

P. 7 — Un *trachéo-ventral* (*t v*^{7}) dans le VI^{e} anneau; un *sterno-ventral* (*s v*^{7}) dans le VI^{e} diplosegment.

Dans ce groupe, il existe une différence relative aux points d'insertion des muscles sterno-ventraux des pattes ambulatoires *situées en arrière des gonopodes.*

Prenons, par exemple, les paires de pattes 10 à 13 (fig. 5). Les perturbations mentionnées ne se rencontrent que dans les muscles *trachéo-ventraux* (*t v*) et

Source : MNHN, Paris

sterno-ventraux (*s v*). Les faisceaux *trachéo-dorsaux* (*t d*) ont une position normale conforme à celle décrite précédemment. Les paires 10 et 12 possèdent chacune un muscle *sterno-dorsal* ($s\ d^{10}$ - $s\ d^{12}$) dans les diplosegments VII et VIII. La *P. 10* montre un *trachéo-ventral* ($t\ v^{10}$) dont le point d'insertion se place dans le VIII^{e} anneau et un *sterno-ventral* ($s\ v^{10}$) situé également dans le VIII^{e} diplosegment.

La *P. 11* possède une musculature *sterno-ventrale* ($s\ v^{11}$) et *trachéo-ventrale* ($t\ v^{11}$) située dans le même diplosegment VIII.

On retrouve chez *P. 12* et *P. 13* des faisceaux musculaires semblables à ceux de *P. 10* et *P. 11*, mais aboutissant dans le IX^{e} diplosegment.

On constate donc, dans les membres (2 paires) situés immédiatement en avant et en arrière des gonopodes, la présence de trachéo-ventraux et de sterno-ventraux insérés dans un même diplosegment.

Les groupes de deux paires d'appendices précédant les gonopodes, en prenant également comme point de départ les membres possédant des muscles sterno-dorsaux (*s d*), présentent des trachéo-ventraux (*t v*) ou au moins des sterno-ventraux (*s v*) dont les points d'insertion sont situés dans des diplosegments différents.

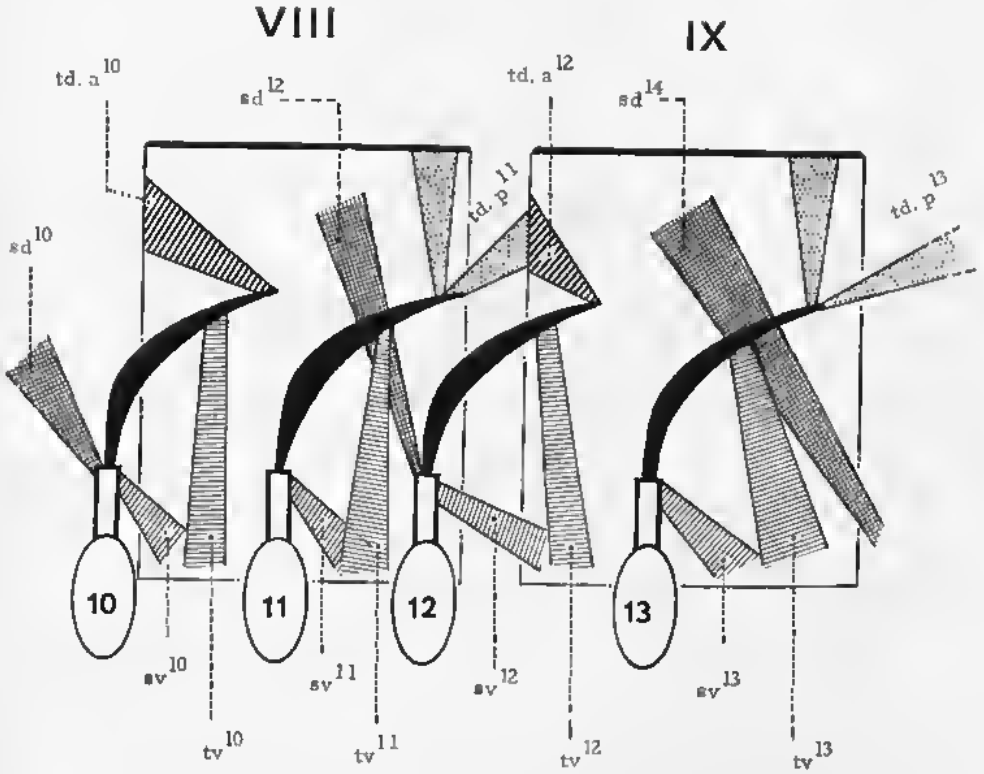


FIG. 5. — *Callipus foetidissimus* Savi. Musculatures trachéo et sterno ventrale et dorsale des VIII^{e} et IX^{e} diplosegments. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices.

c) **Musculature trachéo-coxale intersegmentaire** (*t c*).

En dehors des 1re et 2^{e} paires de pattes, on remarque deux faisceaux musculaires chiasmatiques que S. M. MANTON a bien décrits : une première paire de muscles partant de poches trachéennes données et se rendant aux coxites de la paire de pattes suivante, et une seconde paire de muscles similaires mais rejoignant les hanches de la paire de pattes correspondant aux poches trachéennes. La 1re et la 2^{e} paires sont dépourvues de ces derniers faisceaux. Cette conformation particulière tient au fait que, très généralement, ces deux paires d'appendices ont leurs coxites soudés aux sternites, et surtout que des modifications se sont

Source : MNHN, Paris

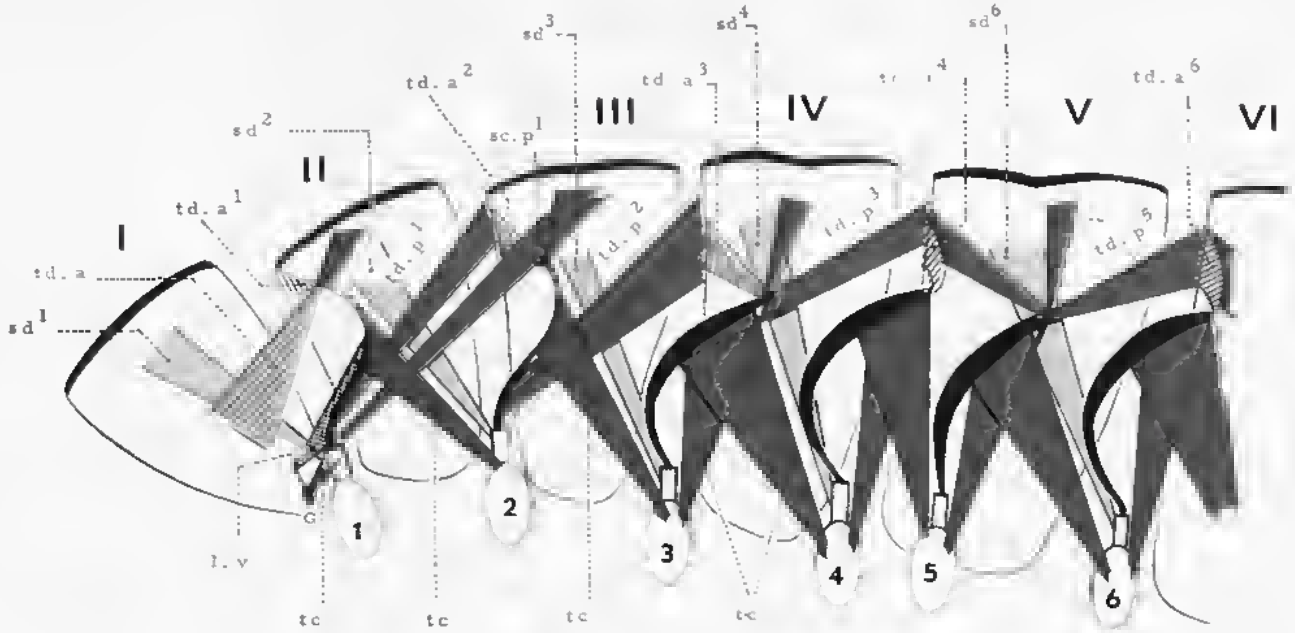


FIG. 6. — Coupe sagittale (côté droit, anneaux désarticulés) et musculature partielle schématisée d'un Chordeumide ♂. Les muscles sterno-dorsaux et longitudinaux sont supprimés pour la clarté du dessin, de même que la musculature du collum. Seules les coxae sont figurées. Les poches trachéennes sont en noir. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices.

Source : MNHN, Paris

produites à leur niveau (présence de sclérifications particulières, sur lesquelles nous reviendrons, pénis et vulves).

d) **Musculature longitudinale ventrale** (*l.v*).

Cette musculature est classique, identique à celle que l'on rencontre chez tous les Diplopodes. Elle est constituée par deux couches musculaires, dont l'une, plus oblique que l'autre, réunit les poches trachéennes d'un même côté entre elles. Au niveau de la première paire de pattes on constate l'existence d'un muscle (*t.c.e*) partant de la poche trachéenne et aboutissant à un territoire occipital étroit dont la nature sera précisée ultérieurement (chapitre II – C. – 4. –).

e) **Musculature longitudinale dorsale.**

C'est également une musculature classique commune à tous les Diplopodes. Elle ne présente que peu de variations suivant les groupes. Elle peut être décomposée en une couche profonde et une couche superficielle. La couche profonde est constituée par deux larges nappes s'étalant de part et d'autre de la ligne médiane et rattachées aux phragmes des diplosegments successifs. La couche superficielle est disposée en deux nappes croisées issues du phragma d'un diplosegment. Les points d'attache, sur l'anneau suivant, sont au voisinage de l'étranglement sutural. Au niveau du collum il existe deux faisceaux (*l.d.i*) traversant celui-ci sans s'y arrêter (fig. 38).

2. — *CRASPEDOSOMOIDEA*

Polymicrodon polydesmoides Leach a déjà été étudié par S. M. Manton. Il était donc inutile de revoir ce groupe. Toutefois, un point demandait une vérification : c'est l'absence du muscle sterno-dorsal *s.d* (= *involvens inferior*) à la paire de pattes 3. Nous l'avons recherché et retrouvé. Cette musculature rejoint, d'ailleurs, ce qui a été trouvé chez tous les Diplopodes Chilognathes; l'absence de sterno-latéro-dorsal aurait été anormale.

Par contre, en ce qui concerne la région génitale ♀ et les rapports de la paire de pattes 2 avec la vulve, nous ne sommes pas tout à fait d'accord avec les schémas publiés. Mais l'étude de ces organes n'était pas l'objet des recherches de S. M. Manton, par conséquent leur musculature n'a pas été approfondie.

3. — *CHORDEUMOIDEA*

A notre connaissance, aucun spécimen de ce sous-ordre n'a été examiné au point de vue anatomique.

Plusieurs espèces ont été étudiées, dont la musculature concorde parfaitement avec celle de *Chordeuma sylvestre*. Il ne sera donc question ici que de cette forme (fig. 6).

Les dissections effectuées nous réservèrent quelques surprises car la présence, chez la ♀, d'une plaque sclérifiée située en arrière de la vulve et nommée *platosternite* par W. Bigler, bouleverse, au premier abord, l'ordre des muscles caractéristiques (fig. 8). Le lecteur est donc averti qu'il existe un décalage dans les numéros des pattes ambulatoires entre les ♂ et les ♀ à partir de la deuxième paire de pattes, de sorte que la *P. 4* du ♂ ne correspond pas, chez la ♀, à la *P. 4* mais en réalité à la *P. 3*. En conséquence, la description de la musculature sera faite séparément pour les deux sexes.

Sexe ♀ :

a) **Musculature dorso-ventrale [trachéo-dorsale (*t.d*) et sterno-dorsale (*s.d*) (fig. 6, 7 et 8)].**

Tête. — Comme précédemment. Voir Spirobolides et Spirostreptides.

P. 1. — Un faisceau *sterno-dorsal* (*s.d*[1]) allant dans le collum (I). Un muscle *trachéo-dorsal antérieur* (*t.d.a*[1]), faisceau épais inséré au bord antérieur du diplosegment II. Deux fibres médianes dans le même anneau (*t.d.p*[1]) et deux larges muscles *trachéo-dorsaux postérieurs* (*t.d.p*[1] et *s.c.p*[1]) ; l'un aboutit au

Source : MNHN, Paris

bord antérieur du diplosegment III, le second dans le milieu environ de l'anneau. Ce dernier s'attache à la base du bouclier sternal.

P. 2. — Un muscle *sterno-dorsal* (*s d*^{2}) dans le diplosegment II; un muscle *trachéo-dorsal antérieur* (*t d.a*^{2}) aboutissant au bord antérieur du diplosegment III. Dans le milieu du tergite de celui-ci : un premier muscle *trachéo-dorsal postérieur* (*t d.p*^{2}); deux faisceaux *trachéo-dorsaux postérieurs* (*t d.p*^{2}) aboutissant au bord antérieur du diplosegment IV.

Platosternite (*p t*) : sans muscles dorsaux-ventraux (fig. 8).

Poche trachéenne en baguette du *platosternite* (*ptr*) (fig. 8) avec cinq muscles trachéo-dorsaux, un rejoignant le bord du diplosegment IV; deux dans le milieu de l'anneau et deux trachéo-postérieurs (*td.p, td.p'*) s'attachant au bord du diplosegment suivant (V).

P. 3 (fig. 8). — Muscle *sterno-latéro-dorsal* (*s d*^{3}) situé dans le IV^e anneau. Un muscle *trachéo-dorsal antérieur* (*t d.a*^{3}) rejoignant le bord antérieur du diplosegment V.

P. 4. — Trois faisceaux *trachéo-dorsaux postérieurs* (*t d.p*^{4}) : un rejoignant le point d'attache du *trachéo-dorsal antérieur* de *P. 3* (*t d.a*^{3}), un médian situé dans le diplosegment V et un postérieur inséré sur le bord antérieur de l'anneau suivant.

Les paires de pattes suivantes montrent une musculature identique aux précédentes (*P. 3* - *P. 4*), mais avec décalage, bien entendu, d'un diplosegment pour leurs points d'insertion.

b) **Musculature sterno-ventrale** (*s v*) (fig. 7).

Gula. — Néant.

P. 1. — Un muscle *sterno-occipital* (*s o*); deux *sterno-ventraux* : un faisceau s'insérant au bord postérieur du collum (*s v*^{1}), et un second dans la portion antérieure du II^e diplosegment (*s v*^{1}); un long muscle (*s v.l*^{1}) traverse le deuxième diplosegment et aboutit dans la portion antérieure du diplosegment III.

P. 2. — Un *sterno-ventral* (*s v*^{2}) dans le diplosegment II et un second (*s v*^{2}) dans le diplosegment III.

Vulve (*V*). — Bien que cet organe, ainsi que le pénis, n'ait pas sa place ici, il est bon de signaler la présence d'un *sterno-ventral* (*s v.V*) dans le diplosegment III et un muscle longitudinal (*s v.l.V*) aboutissant à l'anneau suivant IV.

Platosternite (*p t*). — Un faisceau dans le diplosegment IV (*s v.p*) : la baguette trachéenne (*p tr*) est dépourvue de muscle mais il existe à son voisinage immédiat un long muscle oblique (*s v.l*) identique à celui des pattes précédentes et aboutissant au diplosegment suivant V.

P. 3. — Un faisceau ou deux (*s v*^{3}) dans le diplosegment IV et deux identiques dans l'anneau suivant (*s v*^{3}); à partir de cette paire d'appendices il existe un ou deux faisceaux vertiraux (*s v*$^{3'}$) s'insérant sur la partie inférieure du segment (V).

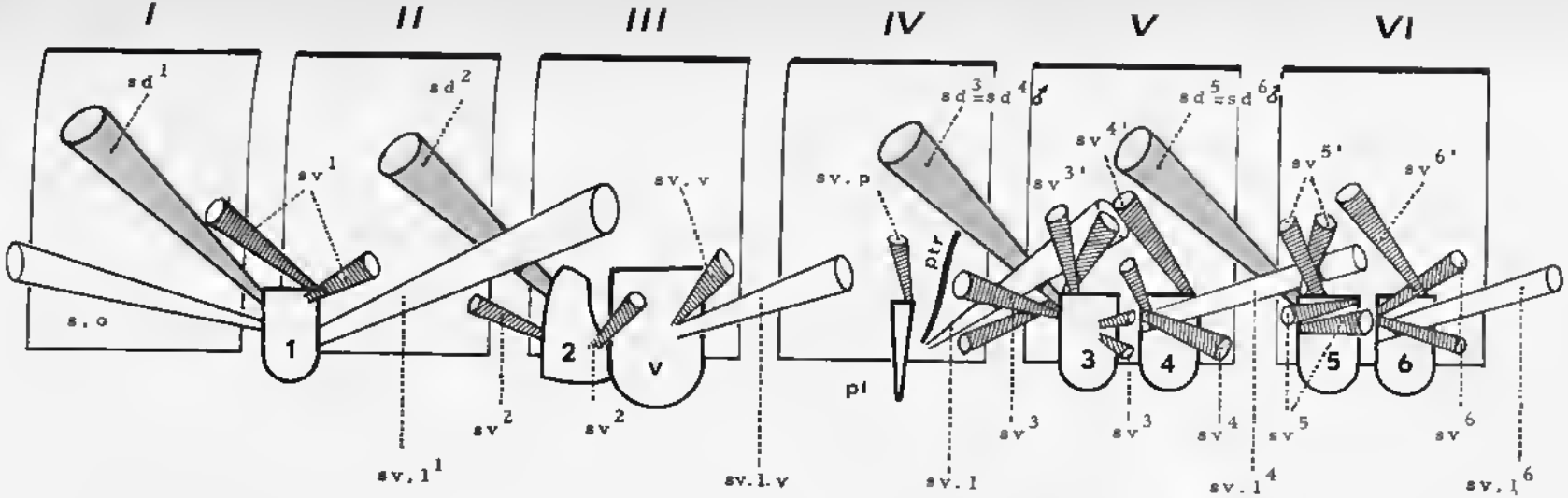
P. 4. — Deux *sterno-ventraux* (*s v*^{4}) dans le diplosegment V; un muscle vertical (*s v*$^{4'}$) dans ce même anneau; un muscle oblique postérieur (*s v.l*^{4}) rejoignant l'anneau VI.

P. 5. — Deux *sterno-ventraux* (*s v*^{5}) antérieur et postérieur partant chacun des bords antérieur et postérieur du sternite et aboutissant dans le diplosegment VI; deux faisceaux vertiraux (*s v*$^{5'}$) dans le même anneau.

P. 6. — Deux muscles *sterno-ventraux* (*s v*^{6}) et un muscle vertical (*s v*$^{6'}$) dans le diplosegment VI; un long muscle oblique (*s v.l*^{6}) aboutissant dans le diplosegment suivant (VII).

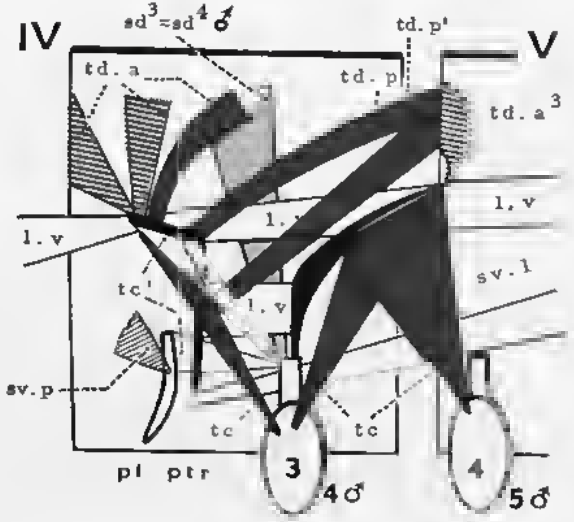
P. 7 et *P. 8.* — Musculature identique à celle des pattes précédentes *P. 5* et *P. 6*, c'est-à-dire avec deux verticaux pour la première, un seul pour la seconde, et chacune avec deux petits faisceaux sterno-ventraux. Seule la paire de pattes 8 présente un long muscle oblique (*s v.l*) inséré dans le diplosegment suivant (VIII).

Source : MNHN, Paris



7

FIG. 7. — Musculatures schématiques sterno-dorssle et sterno-ventrale d'un Chordeumide. A l'inverse des autres schémas il s'agit du côté gauche dépouillé du tégument, côté de l'observateur. Seuls les sternites sont représentés. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices



8

FIG. 8. — Détail schématique de la musculature d'un Chordeumide au niveau du plastosternite (*pl*) et de la 3e paire de pattes ambulatoires. Coupe sagittale (côté droit). Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments: chiffres arabes : appendices.

Source : MNHN, Paris

c) **Musculature trachéo-coxale intersegmentaire** (*t c*) (fig. 6 et 8).

Cette musculature se présente comme celle déjà décrite chez les Callipoidea, c'est-à-dire que les poches trachéennes de chaque paire de pattes envoient deux muscles chiasmatiques à la base de leurs propres hanches et deux autres, identiques, à la base des hanches de la paire suivante. Au niveau du platosternite, la baguette sclérifiée supporte un faisceau semblable qui aboutit à la base de la hanche des *P. 3* ambulatoires (fig. 8) et un muscle parallèle rejoignant la base du sternite.

d) **Musculature longitudinale ventrale.**

C'est une musculature classique en deux ou trois couches réunissant les poches trachéennes entre elles.

e) **Musculature longitudinale dorsale.**

Identique aux précédentes.

Sexe ♂ (fig. 6).

Gula et *première paire de pattes* identiques à celles de la ♀.

P. 2. — Par suite de l'absence de vulve, les deux faisceaux musculaires *trachéo-dorsaux postérieurs* (*t d.p*^{2}) aboutissant au diplosegment IV, prennent naissance à la base de la poche trachéenne.

P. 3. — Inexistante sous une forme fonctionnelle chez la ♀, elle possède trois muscles *trachéo-dorsaux* chez le ♂ : un antérieur (*t d.p*^{3}) aboutissant au bord antérieur du diplosegment IV, un médian (*t d.p*^{3}) situé dans le IV^e anneau et un postérieur (*t d.p*^{3}) prenant naissance vers le milieu de la poche trachéenne et rejoignant le bord postérieur du V^e diplosegment; il existe un *sterno-dorsal* (*s d*) inséré à la partie latéro-dorsale du III^e anneau. En outre, deux *sterno-ventraux* (*s v*) s'insèrent chacun dans un diplosegment différent III et IV; un muscle *trachéo-ventral vertical* est présent dans le IV^e anneau.

En arrière de la *P. 3* se trouve une petite sclérification, ou plutôt le point d'insertion d'un *sterno-ventral* aboutissant dans le diplosegment IV. Un muscle oblique (*s v.l*) est présent; il aboutit dans le diplosegment IV.

Les autres paires d'appendices sont identiques à celles de la ♀, mais il faut tenir compte du décalage provoqué par la présence du platosternite de la ♀ : *P. 4* du ♂ = *P. 3* de la ♀; *P. 5* du ♂ = *P. 4* de la ♀, etc.

Certains appendices du ♂, en dehors des peltogonopodes et gonopodes, sont modifiés parfois profondément jusqu'à être réduits à un vestige. C'est le cas des *P. 7*, *P. 10* et *P. 11*. La *P. 10* est complètement atrophiée. La musculature sterno-ventrale est pratiquement identique à celle des autres membres, tout au plus constate-t-on la disparition d'un ou deux faisceaux. Néanmoins, et ceci a son importance comme nous le verrons plus loin, les sterno-ventraux ont les mêmes points d'insertion. Par exemple *P. 7* ♂ = *P 6* ♀, présente des muscles dont les points d'attache se situent dans le VI^e diplosegment et possède le muscle classique oblique (*s v.l*). La *P. 8* présente, en plus, un vertical dans le diplosegment VII, la *P. 9* un seul faisceau dans le même anneau, la *P. 10* atrophiée un faisceau dans le VIII^e diplosegment, la *P. 11*, avec les faisceaux classiques de la *P. 10* ♀, un muscle oblique (*s v.l*) se terminant dans le IX^e diplosegment.

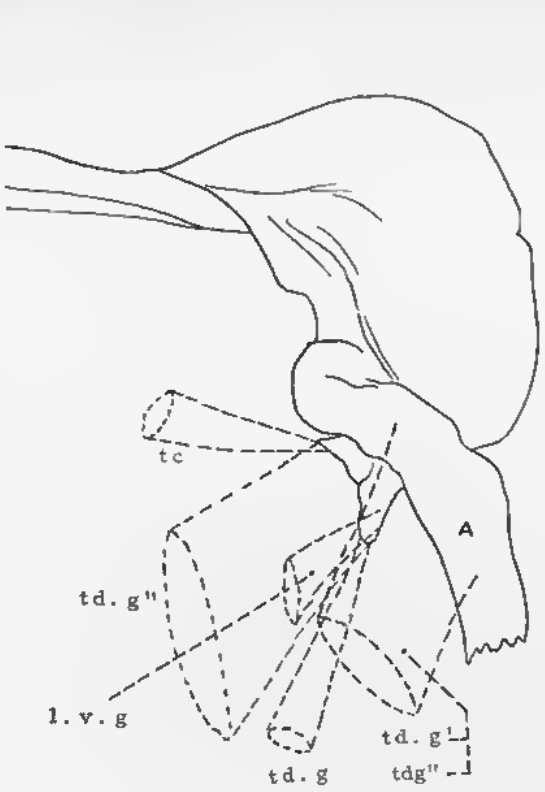
C. — PROGONOPHORA

1. — *Spirostreptoidea.*

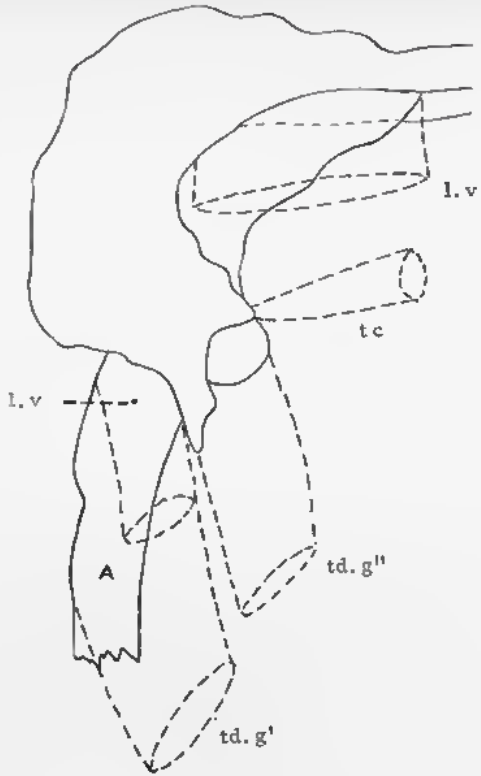
a) **Musculature dorso-ventrale** [trachéo-dorsale (*t d*) et sterno-dorsale (*s d*) (1) (fig. 12)].

(1) Dans notre note préliminaire de 1962 (*Bull. Mus.*, 34), deux erreurs typographiques sont à corriger : page 358, 37^e ligne, lire V au lieu de IV; page 359, 18^e ligne, lire *dp 6 et non dp 5*.

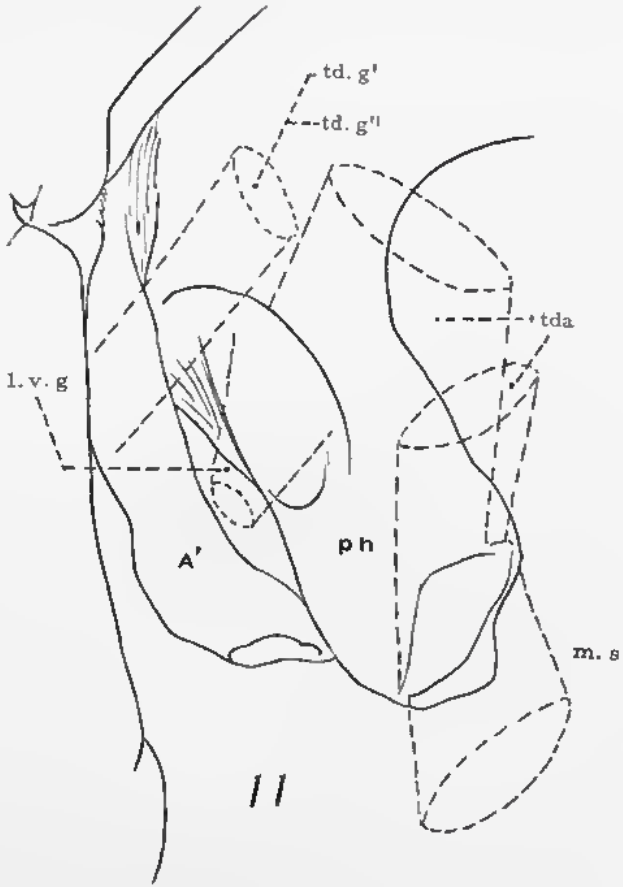
Source : MNHN, Paris



9



10



11

FIG. 9. — Section droite de la gula de *Pachybolus laminatus chevallieri* Brol.. face antérieure avec sa musculature schématique. Seules les coxae sont figurées. Abréviations, page 185.

FIG. 10. — Section droite de la gula de *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl.. face postérieure. Abréviations, page 185.

FIG. 11. — Détail des apophyses de la section collaire céphalique chez *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl. avec leurs musculatures schématisées *Ph* apophyse phragmatique collaire; *A'* apophyse de la gula. Abréviations page 185.

Source : MNHN, Paris

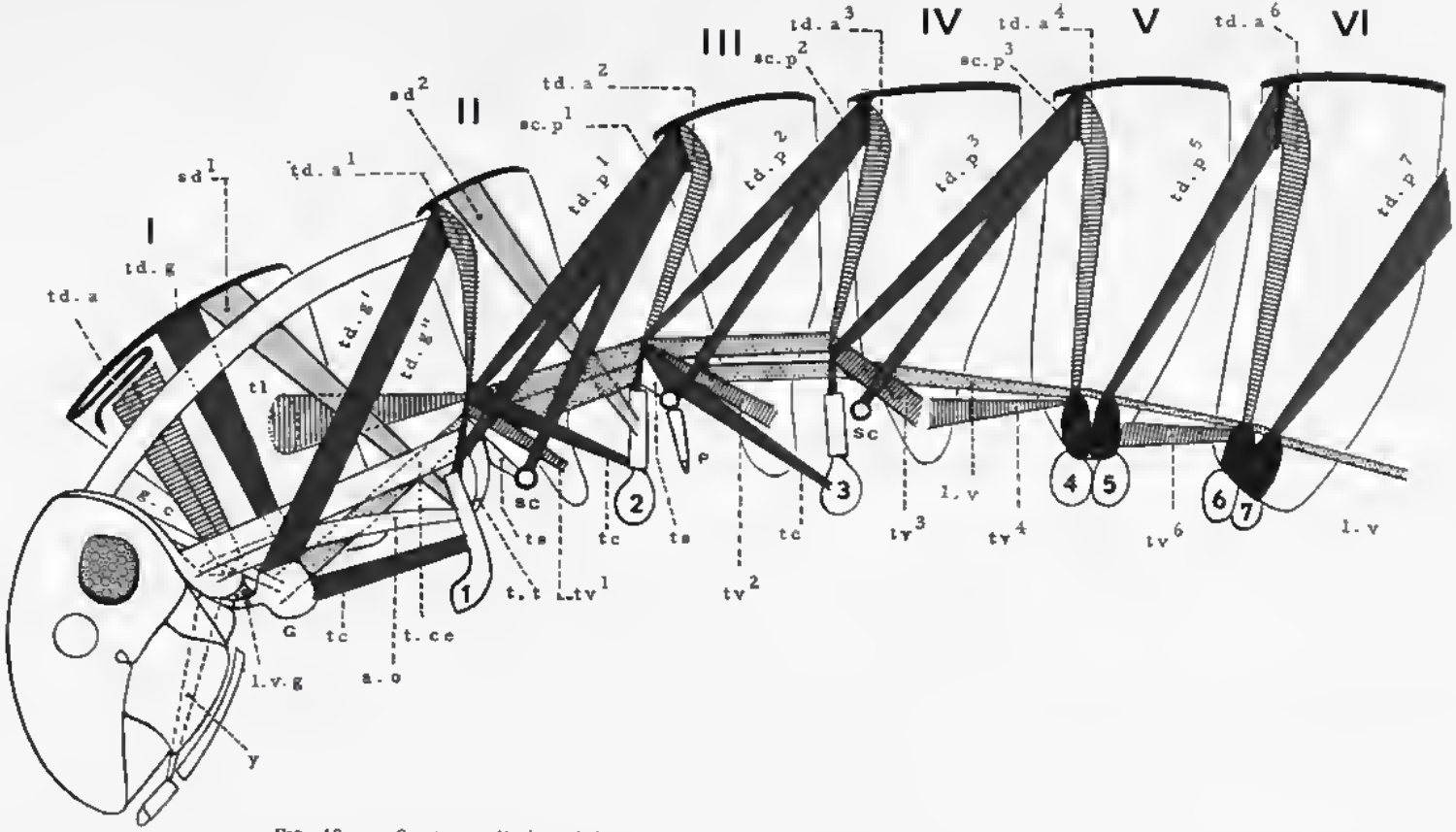


FIG. 12. — Coupe sagittale (côté droit, anneaux désarticulés) et musculature partielle schématisée d'un Spirostreptide ♂. Seules les coxae sont représentées. Les poches trachéennes sont en noir et les sclérites intercalaires indiqués par un cercle. Les muscles longitudinaux ventraux (*l.v*) sont reportés au second plan pour dégager *sc.p. td.p, tv*. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices.

Source : MNHN, Paris

Gula. — Cette pièce est rattachée à la capsule céphalique par deux apophyses latérales allongées (A) (fig. 9, 10 et 37). De la gula partent deux muscles dorso-ventraux dont l'un, antérieur (*t d.g*), aboutit dorsalement vers le milieu du collum; le second (*t d.g'*) rejoint le bord antérieur du diplosegment II. Parallèlement à celui-ci, on remarque un troisième faisceau (*t d.g''*) qui occupe les apophyses latérales. Un muscle (*g.c*) part également de la gula et rejoint la partie latérale du vertex occipital (fig. 38).

P. 1. — Un muscle *sterno-dorsal* (*s d*^{1}) se terminant dorsalement dans le tiers postérieur du collum. Partant du milieu latéral du collum, un muscle *trachéo-latéral* (*t l*) rejoignant la poche trachéenne. On remarque également un faisceau *trachéo-dorsal* (*t d.a*^{1}) s'insérant au bord antérieur du diplosegment II. Du milieu environ de la poche trachéenne part un puissant faisceau trachéo-dorsal postérieur (*t d.p*^{1}) qui rejoint le bord antérieur du diplosegment III. Un faisceau identique (*t d.p*^{1}) double le premier.

En arrière de la première paire de pattes des Spirostreptides se place un sclérite impair ou deux sclérites latéraux, nommés sclérites intercalaires (*s c*) (fig. 15). De chaque sclérite part un muscle puissant (*s c.p*^{1}) accolé aux précédents, et dont le point d'insertion sur le diplosegment II se confond avec les autres.

P. 2. — Un muscle *sterno-dorsal* (*s d*^{2}) dans le diplosegment II. Un faisceau *trachéo-dorsal antérieur* (*t d.a*^{2}) s'insérant sur le phragma du III^e anneau. Un faisceau *trachéo-dorsal postérieur* (*t d.p*^{2}) allant au phragma du diplosegment IV. Le sclérite intercalaire sert de point d'appui à un muscle (*s c.p*^{2}) s'accolant au précédent.

P. 3. — Pas de muscle sterno-dorsal. Un faisceau *trachéo-dorsal* antérieur (*t d.a*^{3}) aboutissant au phragma du diplosegment IV. Du milieu environ de la poche trachéenne un puissant *trachéo-dorsal postérieur* (*t d.p*^{3}) allant au diplosegment V. Le sclérite intercalaire supporte un muscle (*s c.p*^{3}) se confondant avec le premier.

P. 4. — Soudée entièrement à l'arc pleurotergal V. Un muscle *trachéo-dorsal antérieur* (*t d.a*^{4}).

P. 5. — Également soudée au diplosegment V, présente un seul muscle *trachéo-dorsal postérieur* (*t d.p*^{5}) inséré sur le prophragma du diplosegment suivant (VI).

Les paires de pattes 6 et 7 montrent les mêmes faisceaux que ceux des paires 4 et 5 aboutissant respectivement aux anneaux VI et VII.

h) **Musculatures trachéo et sterno-ventrales.**

Chez les Spirostreptides ces muscles sont moins nombreux que chez les groupes dont les sternites sont libres. Il existe toutefois à la première paire de pattes, un *trachéo-ventral* (*t v*^{1}) qui aboutit au diplosegment II. Les *P. 2* et *P. 3* montrent chacune un muscle homologue, mais rejoignant respectivement les anneaux III et IV.

Les paires de pattes 4 et 6 supportent un muscle *trachéo-sternal* ventral aboutissant aux anneaux précédents IV et V. En outre, la paire de pattes 1 est reliée à l'apophyse occipitale par un muscle puissant (*t.cc*).

c) **Musculature trachéo-coxale intersegmentaire** (*tc*).

Comme les muscles trachéo et sterno-ventraux, les muscles trachéo-coxaux sont peu nombreux. Il en existe une paire, chiasmatique, débutant sur la gula (*t c*) et insérée à la base du syncoxosternum de la *P. 1* et une seconde paire, non chiasmatique, allant de la gula à une bride de la base du syncoxosternum. Nous remarquons également l'existence de ces muscles chiasmatiques et des muscles subparallèles entre les paires de pattes 1 et 2 (fig. 13 et 14). Entre les paires 2 et 3 il n'y a généralement que les chiasmatiques (fig. 13), mais qui relient la base des hanches libres à cette paire d'appendices. Il n'existe pas, comme chez les groupes précédents, de muscles trachéo-coxaux aboutissant aux coxites de la même paire de pattes. Toutefois, il y a lieu de signaler (et nous le précisons dans

Source : MNHN, Paris

un autre chapitre) deux faisceaux musculaires (*t.t*) partant du milieu environ de la poche trachéenne et s'insérant *sur la face interne* du tablier postérieur du synoxosternum de la *P. 1* (fig. 15). Ce muscle n'existe qu'au niveau de cette paire d'appendices.

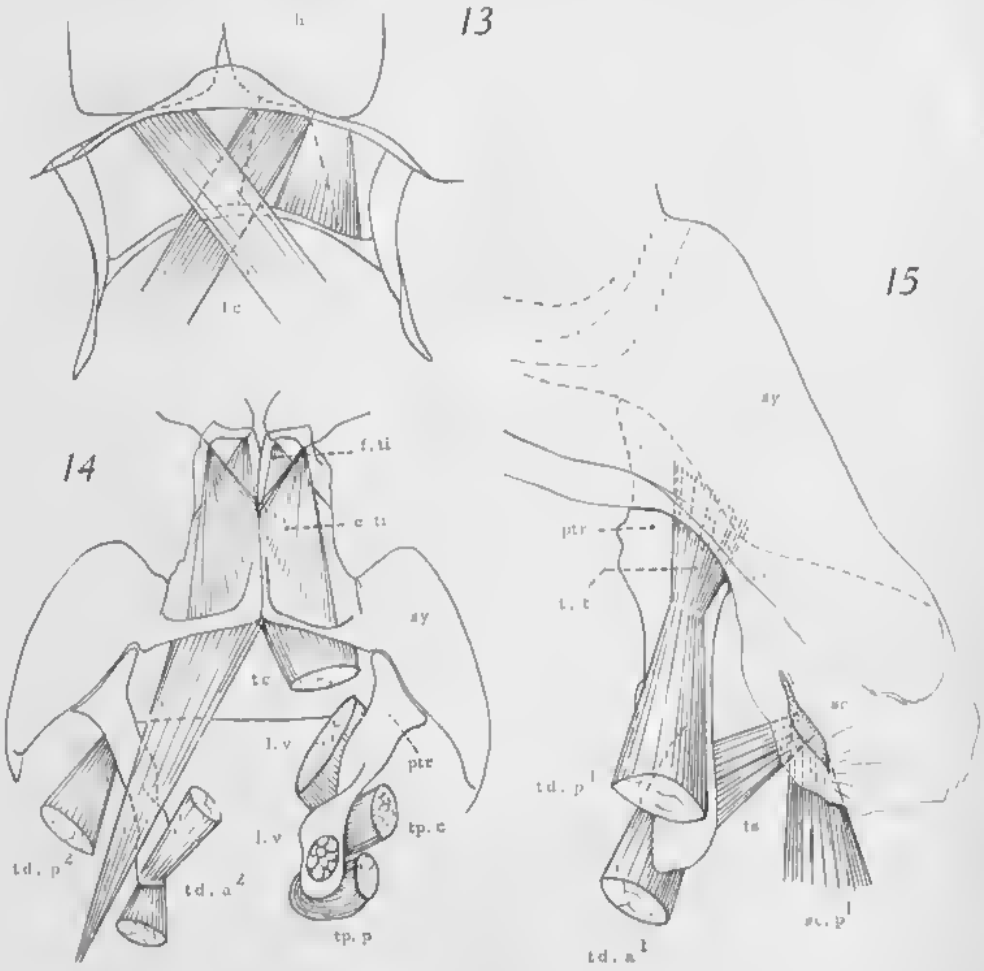


FIG. 13. — Base de la 2e paire de pattes de *Spirostreptus casinalensis* All. face postérieure. Ne sont indiqués que les intersegmentaires thoraciques *l.c* et les extenseurs fléchisseurs de la hanche.

FIG. 14. — Base de la première paire de pattes de *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl. avec ses muscles intersegmentaires latéraux (*l.c*). Abréviations, page 185.

FIG. 15. — Détail de la base de la 1re paire de pattes de *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl. avec la musculature du tablier synoxosternal et du sclérite intercalaire (*sc*).

d) **Musculature trachéo-scléritale** (*t.s*).

Seules les paires de pattes 1 et 2 possèdent des faisceaux musculaires réunissant leurs poches trachéennes et les sclérites intercalaires (fig. 15). La *P. 3* semble en être dépourvue, mais il se pourrait que certaines espèces en possèdent.

e) **Musculature longitudinale ventrale.**

Deux bandes musculaires classiques réunissent les pattes entre elles par leurs poches trachéennes. Ces faisceaux deviennent impairs après la 3e paire de pattes, encore que cela ne soit pas toujours de règle.

La poche trachéenne de la paire de pattes 1 envoie, vers l'avant, un faisceau (*t.ce*) continuant les bandes longitudinales, qui s'insère sur le bord latéral de la

Source : MNHN, Paris

saillie occipitale (fig. 12 et 38). Un second muscle, partant cette fois du syncoxosternum, vient s'insérer sensiblement au même point (*s.o*). De la poche trachéenne de la *P. 1* également, et faisant suite aux bandes citées plus haut, deux muscles longitudinaux ventraux (*l.v*) rejoignent la gula et l'apophyse de celle-ci (fig. 9, 10, 12). Entre la gula et la saillie occipitale se situe un longitudinal ventral presque imperceptible (*l.v.g*) (fig. 12 et 38).

f) **Musculature longitudinale dorsale.**

Comme chez la plupart des autres Chilognathes, nous trouvons chez les Spirostreptides deux couches musculaires.

La couche profonde réunit les deux phragmes des diplosegments, la couche superficielle est double et croisée, mais ne dépasse pas le milieu de l'anneau (fig. 12 - 38 - 39 - 40).

Les faisceaux de la couche profonde du collum le traversent sans s'y arrêter (fig. 12 - 38 - 39), et aboutissent au phragma dit occipital (*pc*) (fig. 37). Un second faisceau, partant également du phragma du diplosegment II, vient s'attacher au milieu d'un repli du bord antérieur du collum (fig. 38 - 39 - 40). Enfin, le collum est rattaché dorsalement à la capsule céphalique par deux muscles prenant naissance de chaque côté de la ligne médiane dorsale, en partie sous le repli collaire *l.d.m* (fig. 38 - 39).

2. — *POLYDESMOIDEA* (fig. 16).

a) **Musculature dorso-ventrale** Trachéo-dorsale (*t d*), sterno-dorsale (*s d*)].

Gula. — Comme précédemment.

P. 1. — Un muscle *sterno-dorsal* ($s\,d^1$) aboutissant dans le collum. Un faisceau *trachéo-dorsal antérieur* ($t\,d.a^1$) s'attachant au bord antérieur du II[e] anneau et dans le prozonite. Un trachéo-dorsal postérieur ($t\,d.p^1$) dans ce même anneau. A la base de la paire de pattes, prennent naissance deux faisceaux *postérieurs* ($t\,d.p^1$) qui rejoignent le prozonite du diplosegment III.

P. 2. — Un faisceau *sterno-dorsal* ($s\,d^2$) aboutissant dans le II[e] diplosegment; un *trachéo-dorsal antérieur* ($t\,d.a^2$) et un *trachéo-dorsal postérieur* ($t\,d.p^2$) dans l'anneau III. Comme à la paire de pattes I, deux *faisceaux postérieurs* ($t\,d.p^2$ prennent naissance à leur base et rejoignent le bord antérieur du diplosegment IV.

P. 3. — Soudée au diplosegment, avec un seul *trachéo-dorsal postérieur* ($t\,d.p^3$) allant au bord antérieur de l'anneau suivant (V).

P. 4. — Sans trachéo-dorsaux.

P. 5. — Avec un muscle *trachéo-dorsal postérieur* ($t\,d.p^5$) s'insérant au bord latéral antérieur du diplosegment VI.

P. 6 et *P. 7.* — A musculature identique à celle des *P. 4* et *P. 5.*

b) **Musculatures trachéo et sterno-ventrales** (*t v* et *s v*).

Gula. — Néant.

P. 1. — Un muscle *trachéo-central* ($t\,v^1$) rejoignant le bord ventral du diplosegment II; un faisceau débutant au syncoxosternite et rejoignant l'apophyse occipitale (*s o*).

P. 2. — Un *trachéo-ventral* ($t\,v^2$) allant à l'anneau III.

c) **Musculature trachéo-coxale intersegmentaire** (*t c*).

Ces muscles chiasmatiques ne se rencontrent qu'entre la gula et *P. 1* et entre *P. 1* et *P. 2*. Ils aboutissent à la base des hanches à *P. 2* et à la bride syncoxosternale à *P. 1*. Entre la gula et *P. 1* ils sont doublés de faisceaux parallèles.

d) **Musculature longitudinale ventrale** (*l v*).

Elle est constituée de larges bandes reliant les poches trachéennes entre elles. Les bandes sont doubles au niveau des paires de pattes libres, c'est-à-dire entre :

Source : MNHN, Paris

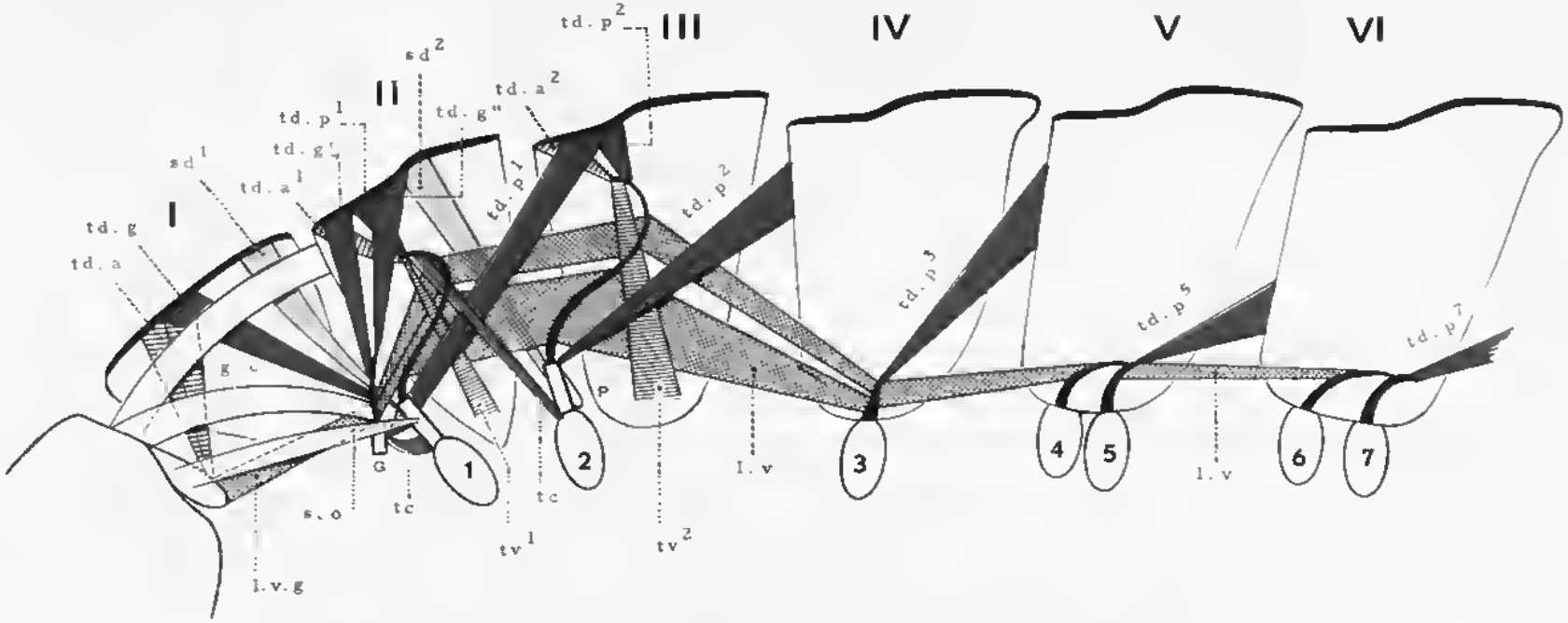


FIG. 16. — Coupe sagittale (côté droit, anneaux désarticulés) et musculature partielle schématisée d'un *Oxydesmus*. Les muscles longitudinaux ventraux (*l.v*) sont reportés au second plan pour dégager *td.p* et *tv*. Seules les coxae sont représentées. Les poches trachéennes sont en noir. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices

Source : MNHN, Paris

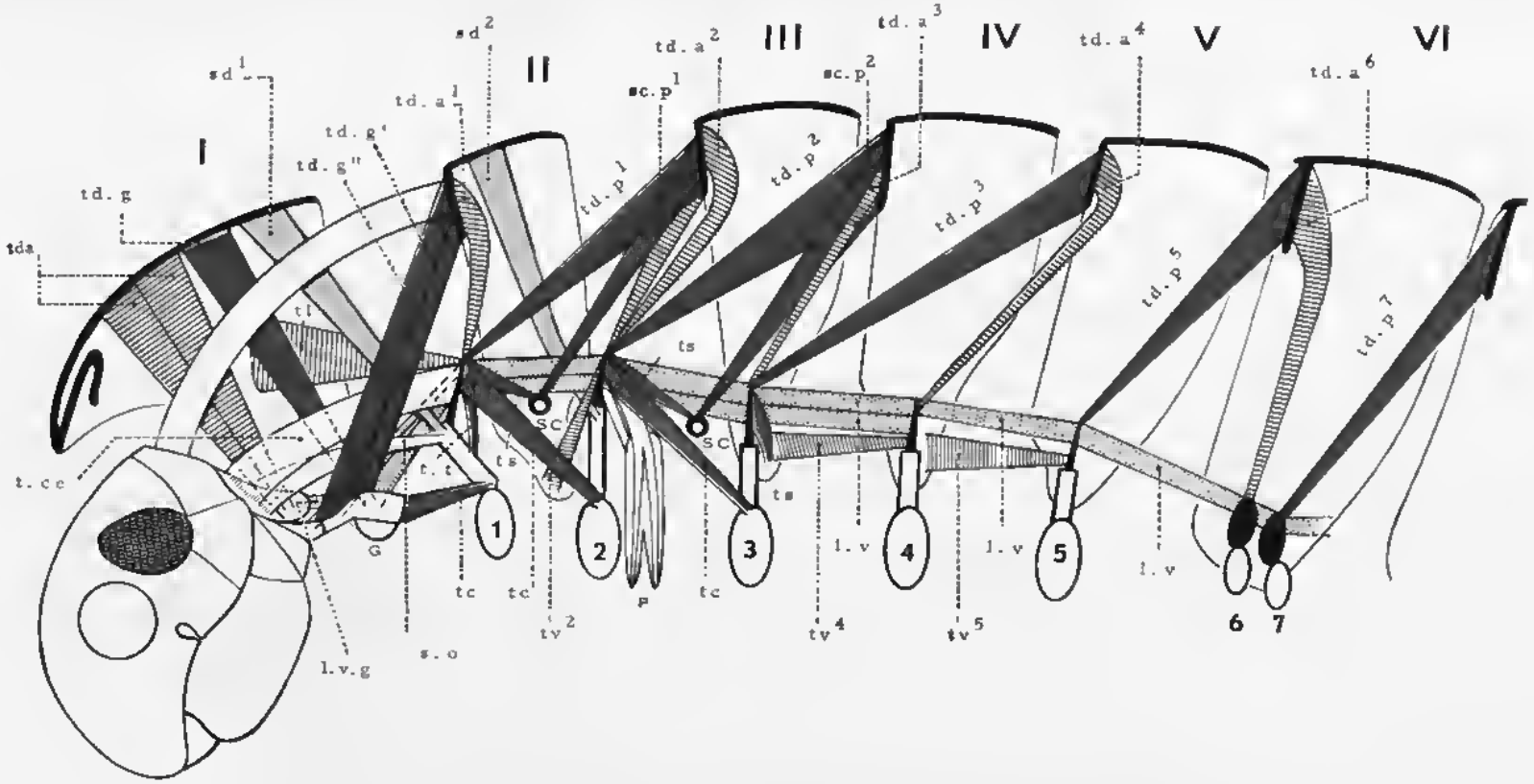


FIG. 17. — Coupe sagittale (côté droit, anneaux désarticulés) et musculature partielle schématisée d'un Spiroboulidé. Les muscles longitudinaux ventraux (*l.v*) sont reportés au second plan pour dégager *sc.p*$_1$, *td.p* et *tr*. Le muscle *q.c* n'est pas figuré. Seules les coxae sont représentées. Les sclérites intercalaires sont figurés par un cercle. Les poches trachéennes sont en noir. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices.

Source : MNHN, Paris

gula et *P. 1*, *P. 1* et *P. 2*, *P. 2* et *P.3* et simples à partir de cette dernière paire. Un faisceau longitudinal ventral existe entre la gula et l'apophyse occipitale (*l.v.g*). De plus, dans le collum, cette musculature est doublée d'un faisceau partant de la poche trachéenne de la *P. 1* et rejoignant la partie latérale de l'apophyse occipitale.

e) **Musculature longitudinale dorsale.**

Elle est identique aux précédentes.

D. — ANOCHETA

1. — *SPIROBOLOIDEA* (1) (fig. 17).

a) **Musculature dorso-ventrale** (trachéo-dorsale et sterno-dorsale).

Gula. — Un muscle *trachéo-dorsal* (*t d.g*) se rendant dans le collum et deux faisceaux *trachéo-dorsaux postérieurs* (*t d.g'* - *t d.g''*) rejoignant le bord antérieur du diplosegment II. Le premier de ces deux faisceaux (*t d.g'*) empiète sur l'apophyse de la gula rattachée à la capsule céphalique (fig. 9 - 10 - 11); un muscle *sterno-dorsal* (*g.c*) aboutissant à la partie latérale de la capsule céphalique (non représenté).

P. 1. — Un muscle *sterno-dorsal* (*s d*^{1}) aboutissant dans le collum; deux muscles *trachéo-dorsaux antérieurs*, l'un (*t l*) inséré dans la portion latérale du collum, l'autre (*t d.a*^{1}) au bord antérieur du diplosegment II; du milieu environ de la poche trachéenne part un muscle *trachéo-dorsal postérieur* (*t d.p*^{1}) qui rejoint le bord antérieur du diplosegment III. Comme chez les Spirostreptides

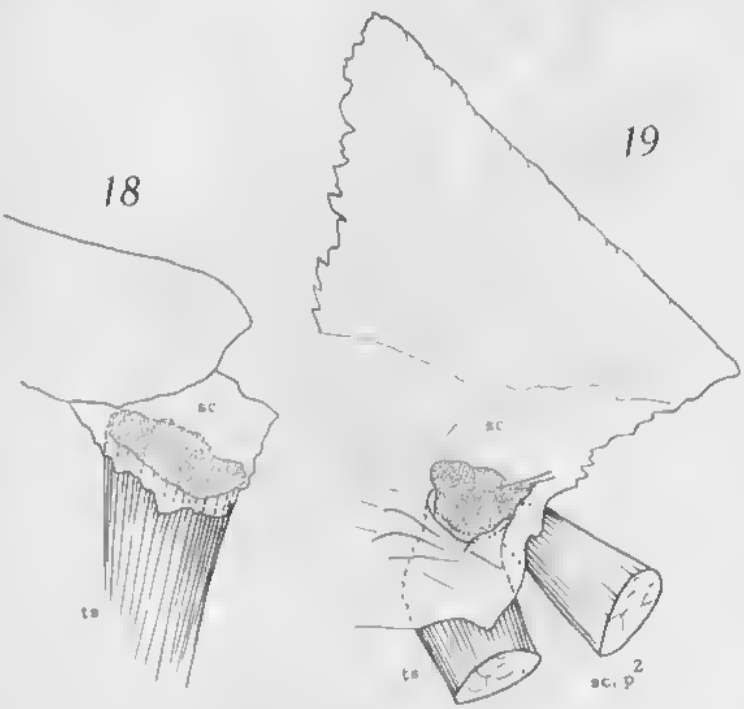


FIG. 18. — Fragment du syncoxosternum de la 1re paire de pattes d'une ♀ de *Pachybolus laminatus cheraltieri* Brôl, avec sclérite intercalaire (*sc*) et son muscle trachéo-sclérinal (*ts*).

FIG. 19. — Fragment du syncoxosternum de la 2e paire de pattes de *Pachybolus laminatus cheraltieri* Brôl avec sclérite intercalaire (*sc*) et sa musculature.

(1) Voir note infrapaginale page 28.

Source : MNHN, Paris

on rencontre des sclérites intercalaires en arrière de cette paire de pattes (fig. 18). De chaque sclérite part un muscle (*s c.p*^{1}) s'insérant sur le phragma du diplosegment III, au niveau du trachéo-dorsal précédent.

P. 2. — Un puissant muscle *sterno-dorsal* (*s d*^{2}) se rendant au II^e anneau; deux faisceaux *trachéo-dorsaux antérieurs* (*t d.a*^{2}) aboutissant l'un à la face antérieure, l'autre sur la postérieure du phragma du diplosegment III; un second *trachéo-dorsal postérieur* (*t d.p*^{2}) rejoint le IV^e anneau. Chaque sclérite intercalaire est le point de départ d'un muscle trachéo postérieur (*s c.p*^{2}) aboutissant au voisinage des précédents (fig. 19).

P. 3. — Cette paire de pattes est soudée au III^e diplosegment, et non au IV^e comme chez les autres Chilognathes : un seul *trachéo-dorsal postérieur* (*t d.p*^{3}) est présent, et il traverse, sans s'y attacher, le IV^e diplosegment pour aboutir au phragma du suivant (V^e). Chez certaines espèces, et c'est le cas le plus général, il existe une fibre *trachéo-dorsale antérieure* (*t d.a*^{3}) rattachée au phragma du diplosegment IV.

P. 4. — Également soudée à l'anneau qui la porte (IV^e), ne présente qu'un muscle *trachéo-postérieur* (*t d.p*^{4}), ténu s'insérant sur le V^e anneau.

P. 5. — Seule paire de pattes, également soudée, du diplosegment V; montre un *trachéo-dorsal* (*t d.p*^{5}) se rendant à l'anneau suivant (VI).

P. 6. — Soudée de même que *P. 7* au VI^e diplosegment, possède un muscle *trachéo-dorsal antérieur* (*t d.a*^{6}) inséré au bord supérieur du même anneau.

P. 7. — Avec un muscle *trachéo-dorsal postérieur* (*t d.p*^{7}) se rendant au diplosegment VII.

b) **Musculatures trachéo et sterno-ventrales** (*t v - s v*).

Cette musculature est très rudimentaire. La *P. 2* montre un *trachéo-ventral* (*t v*^{2}) rejoignant le II^e anneau. Les *P. 4* et *P. 5* présentent un faisceau *trachéo-sterno-ventral* (*t v*^{4} - *t v*^{5}) allant respectivement aux diplosegments III et IV. La *P. 1* et la gula présentent des muscles (*t.c e*) (*s.o*) allant s'insérer au voisinage de l'apophyse occipitale.

c) **Musculature trachéo-coxale intersegmentaire** (*t c*).

Comme chez les Spirostreptides ces muscles, chiasmatiques ou parallèles, existent entre la gula et *P. 1*, *P. 1* et *P. 2*, *P. 2* et *P. 3* (fig. 14). Il n'y a souvent que des indications de chiasmatiques, d'un seul côté par exemple. Très généralement il ne subsiste que la paire parallèle comme entre *P. 2* et *P. 3*. Ces muscles ont d'ailleurs, sans aucun doute, la même origine. Les muscles parallèles aboutissent au syncoxosternum de *P. 1*, sur une bride, les chiamastiques à la base des hanches des appendices suivants. En outre, à *P. 1* se trouvent des faisceaux partant de la poche trachéenne (*t.t*) et aboutissant sous le tablier du syncoxosternum (fig. 15) comme chez les Spirostreptides.

d) **Musculature trachéo-scléritale** (*t s*).

De chaque poche trachéenne des *P. 1* et *P. 2* partent des muscles qui aboutissent aux sclérites intercalaires (fig. 15). A la *P. 3*, où les sclérites n'existent pas, on remarque la présence d'un muscle (*t s*) qui semble identique aux précédents et qui vient s'insérer à la base du tablier de l'appendice.

e) **Musculatures longitudinales, ventrale et dorsale.**

Se reporter aux précédentes descriptions.

E. — IULOIDEA (fig. 20)

a) **Musculature dorso-ventrale** [trachéo-dorsale (*t d*) et sterno-dorsale (*s d*)].

Gula. — Voir descriptions précédentes.

P. 1. — Un muscle *sterno-dorsal* (*s d*^{1}) dans le collum; un muscle *trachéo-dorsal antérieur* (*t d.a*^{1}) aboutissant au bord antérieur du diplosegment II. Un large

Source : MNHN, Paris

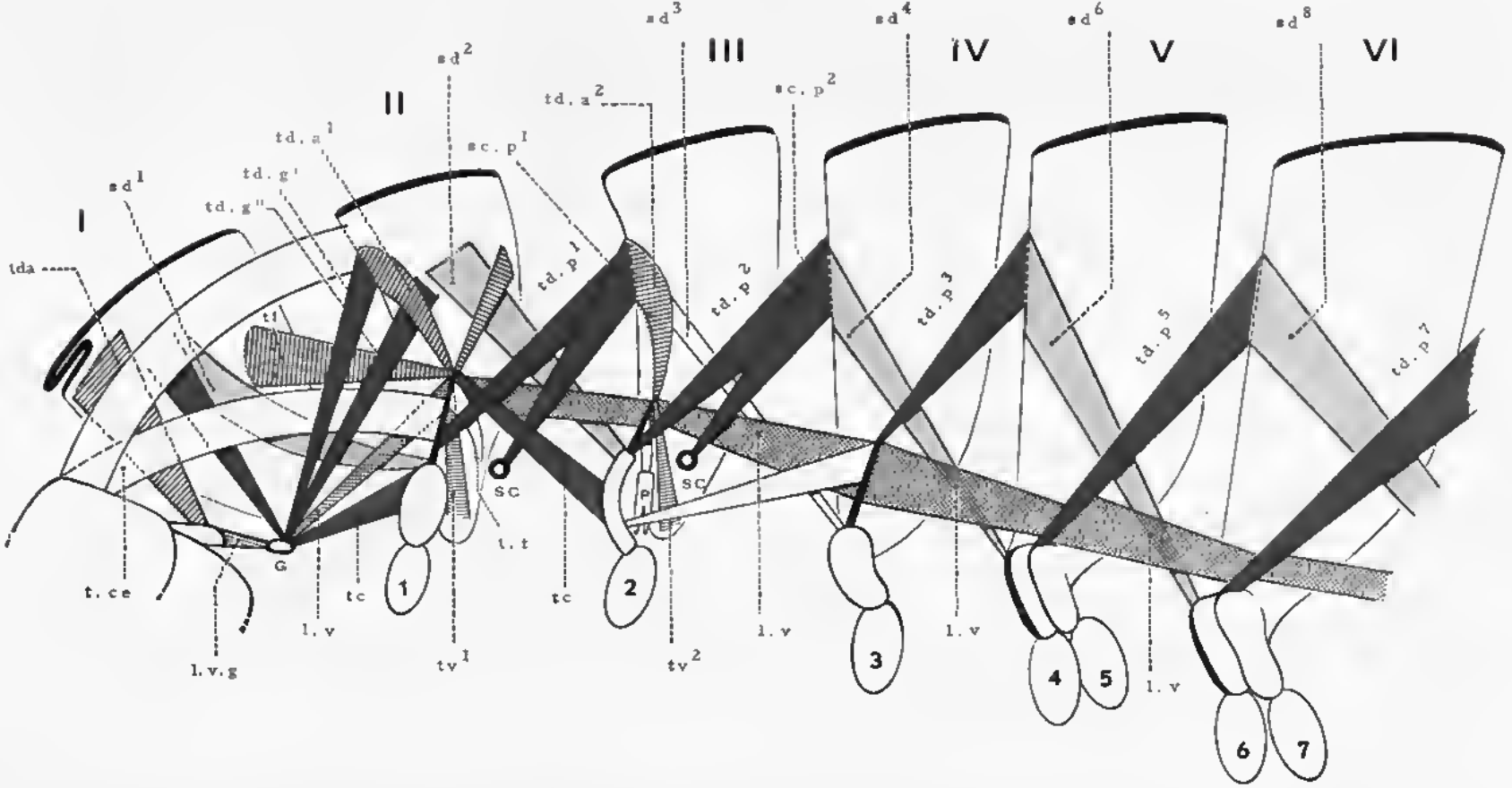


FIG. 20. — Coupe sagittale (côté droit, anneaux désarticulés) et musculature partielle schématisée d'un lulide. La musculature du collum n'est qu'esquissée. Les muscles longitudinaux ventraux (*l.v*) sont reportés au second plan pour dégager *sc.p*, *td.p* et *tv*. Seules les coxae sont représentées. Les poches trachéennes sont en noir. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegmenta; chiffres arabes : appendices.

Source : MNHN, Paris

muscle antérieur (*t l*) dans le collum, latéralement. Du milieu de la poche trachéenne part un faisceau *trachéo-dorsal postérieur* ($t\,d.p^1$) qui rejoint latéro-dorsalement le diplosegment III; un second $t\,d.p^1$ ténu dans l'anneau II. Chaque sclérite intercalaire avec un muscle *trachéo-dorsal postérieur* ($s\,c.p^1$) allant au diplosegment III (fig. 21).

P. 2. — Un *sterno-dorsal* ($s\,d^2$) allant dans le II[e] anneau. Un faisceau *trachéo-dorsal antérieur* ($t\,d.a^2$) s'attachant sur la face postérieure du phragma du III[e] diplosegment; du milieu de la poche trachéenne, un faisceau *postérieur* ($t\,d.p^2$) allant, latéralement, au phragma du diplosegment IV. Sclérite intercalaire avec faisceau identique ($s\,c.p^2$).

P. 3 (soudée au IV[e] anneau). — Un *sterno-dorsal* ($s\,d^3$) se rendant au phragma latéro-dorsal du III[e] diplosegment, et un *trachéo-dorsal postérieur* ($t\,d.p^3$) rejoignant la portion latéro-dorsale phragmatique de l'anneau V.

P. 4 et *P. 5* (soudées ensemble et au diplosegment V). — *P. 4* avec un *sterno-dorsal* ($s\,d^4$) rejoignant la partie latéro-dorsale phragmatique du diplosegment précédent (IV). Un faisceau *trachéo-dorsal* ($t\,d.p^5$) part du complexe résultant de la fusion des poches trachéennes des deux paires de pattes, et rejoint le phragma du diplosegment VI.

P. 6 et *P. 7.* — Musculature identique aux précédentes, avec décalage d'un diplosegment.

b) **Musculatures trachéo et sterno-ventrales** ($t\,v$) ($s\,v$).

Il n'existe des muscles trachéo-ventraux qu'aux première et deuxième paires de pattes. Ces muscles rejoignent la lèvre ventrale des diplosegments II et III.

c) **Musculature trachéo-coxale intersegmentaire** ($t\,c$).

Ces muscles, chiasmatiques, n'existent qu'entre la gula et la première paire de pattes, et entre *P. 1* et *P. 2*. Entre les *P. 2* et *P. 3* se placent des muscles réunissant le sternite de *P. 2* et la poche trachéenne de *P. 3*. Nous n'avons pas encore réussi à homologuer ces faisceaux, à moins qu'il ne s'agisse de sterno-ventraux obliques. A la *P. 1* se trouve un muscle trachéo-syncoxosternal (*t.t*) comme chez la plupart des autres Chilognathes.

d) **Musculatures longitudinales, ventrale et dorsale.**

Elles sont identiques, à quelques petits détails près, à celles des autres Chilognathes.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

INTERPRÉTATION DES FAITS

Nous avons vu précédemment que le sternite est étroitement lié aux hanches des pattes ambulatoires et que sternite et appendices forment un ensemble. Les poches trachéennes, puissants apodèmes musculaires, s'ajoutent à cet ensemble. Le sternite est même très fréquemment soudé avec les hanches en un syncoxosternum, dans les paires de pattes antérieures du corps par exemple (fig. 14, 21, 25, 175). En outre, certains appendices comme le platosternite des Chordeumides (fig. 33) présentent, dans des cas tératologiques, des vestiges de télopodites. Les poches trachéennes sont des invaginations de la paroi sternale correspondant, plus ou moins, avec la base de la patte (subcoxa); elles représentent très probablement une pièce coxosternale. Donc, poches trachéennes, sternite et coxites ont des relations très étroites chez les Diplopodes, relations qui ne permettent pas de dissocier ces éléments, au moins pour les muscles dorso-ventraux (trachéo-dorsaux) que nous considérons comme des appendiculaires comme Ph. RAVOUX, chez les Symphyles. La présence d'un de ces faisceaux trachéo-dorsaux ou trachéo-ventraux sera, pour nous, l'indice non seulement de l'existence d'un sternite, mais aussi d'une trace possible d'appendice, puisque sternite et appendices semblent indissociables. Lorsqu'une sclérification correspondra au point d'insertion musculaire, elle sera dénommée « trachéo-sternite ». Dans notre esprit, du fait de la coexistence, de la coalescence et de la fusion des appendices et du sternite avec ses poches trachéennes, nous ne pouvons dissocier la position d'une poche trachéenne ou d'un sternite, dans un segment, des membres qui lui correspondent.

Il existe pour définir les muscles des repères importants qui sont les points d'insertion. Ces points d'insertion sont strictement utilisables morphologiquement. C'est pourquoi chaque faisceau a été désigné par ses points de départ et d'arrivée. Un trachéo-dorsal ou un sterno-dorsal sont morphologiquement homologues chez tous les Diplopodes, quelle que soit leur orientation. Agir autrement et confondre les points de vues topographiques, dynamiques et morphologiques risque d'entraîner des malentendus regrettables.

S. M. MANTON, dans son travail de 1961, fait, par exemple, une distinction entre deux séries de muscles dénommés *involvens inferus* et *involvens inferior*. De l'étude des figures publiées un fait curieux se dégage, c'est celui de la diversité des points d'attache de ces faisceaux.

a) Les *involvens inferus* ne possèdent pas tous, d'après S. M. MANTON, des points d'insertion identiques dans tous les groupes. Chez *Polymicrodon polydesmoides* ils réunissent le prophragma d'un diplosegment et les poches trachéennes de la paire de pattes postérieure de ce diplosegment, tandis que chez *Callipus foetidissimus*, *Cylindroiulus punctatus* et *Spirobolus*, ils aboutissent, face ventrale, au diplosegment suivant.

b) Les *involvens inferior* des uns paraissent homologues aux *flexor sternalis* des autres, *flexor sternalis* dont les insertions sont également multiples suivant les groupes (Colobognatha, Nematophora, Iuloidea, etc.).

Il y a lieu de rétablir les faits et de redresser quelques confusions; les études morphologiques consacrées aux Myriapodes sont rares et il est nécessaire d'éviter l'emploi de nomenclatures propres à chaque spécialiste, nomenclatures qui sont souvent à l'origine de mésententes et de controverses stériles.

S. M. MANTON admet que l'*involvens inferus* part d'un prophragma pour rejoindre le prophragma suivant (base) (*Cylindroiulus* et *Callipus*) (tendon chez *Spirobolus*). Ce ne serait donc pas un muscle lié à l'appendice. Or, elle admet immédiatement après qu'il est présent chez *Polymicrodon* mais aboutit à l'apex de la *poche trachéenne postérieure*. C'est confondre un muscle somatique avec un muscle appendiculaire. Toutefois, elle présume que cette insertion n'est que secondaire et due à la grande taille de la poche trachéenne qui *ferait obstacle à l'insertion normale !*

Source : MNHN, Paris

Nous ne pouvons admettre cette façon de voir car des muscles homologues ne peuvent, en même temps, réunir deux prophragmes chez les uns et le prophragma à une poche trachéenne chez les autres. Quant à dire qu'il y a interception du muscle par la poche trachéenne d'une paire de pattes ! Celui de *Polymicrodon* est tout simplement un *levator apophysis posticae*, si l'on veut reprendre la nomenclature choisie par l'auteur. En effet, ces muscles *levator apophysis anticae* et *posticae* partent de diplosegments et aboutissent aux poches trachéennes des pattes antérieure et postérieure de ces diplosegments.

Il semblerait donc que, suivant les groupes, *involvens inferus*, par exemple, serait synonyme de *levator apophysis* et peut-être même d'*obliquus medius* et *flexor sternalis* chez les Colobognathes.

A. — MUSCLES DIRECTEURS ET POSITION DES MEMBRES DANS LES DIPLOSEGMENTS

L'étude des muscles trachéo-dorsaux permet de dégager une musculature type de diplosegment, si l'on prend comme référence des Diplopodes dont les sternites sont soudés à l'arc pleurotergal et chez lesquels les appendices ont une position fixe (1). Partant de ce critère il est facile de déduire, chez les autres Chilognathes, l'appartenance de telle ou telle paire de pattes à tel ou tel diplosegment.

A partir du VI[e] diplosegment (*Spirobolus*) (fig. 17) ou du V[e] (*Spirostreptus*) (fig. 12), les paires d'appendices se retrouvent deux à deux et il existe à la paire antérieure un trachéo-dorsal antérieur (*t d.a*) et à la paire postérieure un trachéo-dorsal postérieur (*t d.p*) rejoignant le diplosegment suivant. La paire de pattes antérieure d'un diplosegment est donc caractérisée par un muscle s'insérant au bord antérieur du diplosegment lui-même, et la paire de pattes postérieure par un muscle s'attachant au phragma du diplosegment suivant. Ces muscles seront nommés *muscles directeurs*. Selon les groupes, les faisceaux musculaires sont différents, mais les muscles directeurs cités subsistent. On rencontre, par exemple chez les Chordeumides, Craspedosomides, Callipoides, où la musculature est la plus complexe (fig. 3 et 6), deux, trois ou quatre faisceaux au lieu d'un seul à la poche trachéenne de la paire de pattes postérieure. Les muscles trachéo-dorsaux antérieurs (*t d.a*) restent toujours simples dans les anneaux abdominaux ou disparaissent complètement chez les Iuloidea (fig. 20).

Ceci est un premier résultat, satisfaisant pour les segments abdominaux, mais nettement insuffisant pour comprendre la musculature des anneaux et appendices thoraciques. Celle-ci est en effet plus complexe et nous devons admettre que *les muscles trachéo-dorsaux du diplosegment du tronc ne peuvent servir, à eux seuls, pour interpréter les anneaux thoraciques.*

Il a donc été recherché de nouveaux critères (muscles directeurs) à partir de muscles sterno-dorsaux (*s d*) dont la présence est constante chez tous les Diplopodes, au moins dans la région thoracique. Ces muscles sont présents sur toute la longueur du corps chez certains Chilognathes comme les Chordeumides, Craspedosomides, Iulides, Colobognathes, mais disparaissent très tôt, c'est-à-dire quelques anneaux après le thorax, chez d'autres groupes comme les Callipoidea. Un fait important les caractérise : *ils sont toujours associés à des appendices antérieurs* des diplosegments, tels que ceux-ci ont été définis précédemment, et *leur point d'insertion se situe toujours dans le diplosegment précédent.*

Mais si, désormais, les appendices antérieurs d'un diplosegment peuvent être définis par deux paires de muscles directeurs, il n'en est pas de même des appendices postérieurs. Il est de moins grande importance il est vrai, de caractériser les membres postérieurs dès l'instant que les antérieurs le sont, mais dans des régions profondément modifiées comme les zones génitales antérieures (orifices sexuels) ou copulatrices (gonopodes) une précision plus grande est nécessaire.

Un muscle, particulier à ces membres postérieurs, a pu être mis en évidence chez les Chordeumides. Il s'agit du muscle sterno-latéral oblique (*s v.l*) (fig. 7)

(1) Quoique chez les Spirobolides les positions des appendices ne correspondent pas à celles des autres Chilognathes.

Source : MNHN, Paris

qui ne se rencontre qu'au niveau des pattes ambulatoires postérieures. Cette découverte prendra un intérêt considérable lorsqu'il sera question du sous-ordre des Chordeumides, et lorsque sera abordée la question, délicate, de la nature des vulves et du pénis.

L'étude des muscles trachéo-ventraux et sterno-ventraux apporte également des documents valables dont il sera fait état au fur et à mesure de notre argumentation. Les sterno-ventraux des pattes antérieures et postérieures des Chordeumides, notamment, sont toujours, dans le tronc, contenus dans le diplosegment auquel appartiennent les appendices, bien que ceux-ci soient, apparemment, au niveau d'un diplosegment plus antérieur. Il n'en est pas toujours de même (Callipoidea).

Les trachéo-ventraux peuvent aussi servir à des comparaisons mais leurs points d'insertion, dans le thorax, ne sont pas situés dans les mêmes anneaux chez les Spirobolides et les autres Chilognathes. Dans les anneaux du tronc, les faisceaux des deux paires de pattes sont contenus dans le diplosegment auquel correspondent les membres. Ceci rejoint donc le cas des Chordeumides, pour les sterno-ventraux.

Une remarque particulière doit être faite à propos des faisceaux musculaires intersegmentaires (trachéo-coxaux) des Chordeumides, Craspedosomides, *Callipus*, etc., chiasmatiques ou non, réunissant *les poches trachéennes d'une paire de pattes donnée aux hanches de la paire d'appendices suivante.* Ces muscles *se rencontrent toujours dans le thorax des Chilognathes*, mais dans certains cas, les points d'insertion sont légèrement modifiés, particulièrement chez les Spirobolides, Spirostreptides, Iulides. Chez ces derniers, les muscles chiasmatiques sont doublés de faisceaux parallèles dont les points d'attache sont identiques. Si ces muscles parallèles *sont toujours présents dans tous les segments thoraciques*, il n'en est pas de même des chiasmatiques. De plus, les points d'insertion se situent sur la *bride sternale* au niveau des hanches et non sur les hanches elles-mêmes, sauf chez les Polydesmoidea.

Voici quelques dispositions :

Spirobolides :

Gula - *P. 1* = muscles parallèles sur bride sternale + chiasmatiques.

P. 1 - *P. 2* = muscles parallèles sur bride sternale + 1 ou 2 fibres obliques d'un côté ou de l'autre rappelant une indication de chiasmatique.

P. 2 - *P. 3* = muscles parallèles sur bride sternale.

Spirostreptides :

Gula - *P. 1* = muscles parallèles sur bride sternale + chiasmatiques.

P. 1 - *P. 2* = chiasmatiques sur bride sternale.

P. 2 - *P. 3* = muscles parallèles sur bride sternale.

Polydesmides :

Gula - *P. 1* = muscles parallèles sur bride sternale + chiasmatiques.

P. 1 - *P. 2* = chiasmatiques à la base des hanches.

P. 2 - *P. 3* = absent.

Ces deux faisceaux musculaires ont, probablement, la même origine, tous deux étant intersegmentaires et possédant souvent les mêmes points d'insertion. Ils sont très certainement homologues aux muscles chiasmatiques des Chordeumides, Craspedosomides, Callipoides, encore qu'ils aboutissent à une bride sternale du syncoxosternum (fig. 14, 175).

Toutefois, un point intéressant est à mettre en relief : cette bride, dont la position est perpendiculaire à la surface syncoxosternale, vient en contact avec les hanches. Il se pourrait qu'elle ne soit pas entièrement d'origine sternale mais sterno-coxale, ce qui expliquerait la différence d'insertion. Précisons que le pénis dont la musculature est identique (fig. 66 à 69) et montre des faisceaux chiasmatiques et parallèles, se trouve isolé du sclérite intercalaire. Nous verrons au chapitre III que cet organe pourrait être d'origine coxosternale alors que le

Source : MNHN, Paris

sclérite serait un trachéo-sternite. Les points d'attache différents des muscles ont probablement pour origine la fusion étroite de la hanche avec le sternite en syncoxosternite. Chez les Polydesmides où les chiasmatiques aboutissent à la base des hanches de la *P. 3*, cette dernière ne présente pas de syncoxosternum. les deux portions coxale et sternale étant séparées.

Ces deux paires de muscles sont très importantes pour déterminer les positions exactes des appendices, ce sont donc aussi des muscles directeurs; ils sont toujours présents entre deux paires de pattes et leurs points d'insertion remarquablement fixes, *de la poche trachéenne d'une paire d'appendices à la hanche* ou bride coxosternale de la *paire suivante*. Ils renforcent considérablement notre argumentation dans les lignes qui vont suivre.

En résumé, certains muscles des Diplopodes sont des indicateurs précieux pour situer les appendices les uns par rapport aux autres, et préciser leurs positions dans les diplosegments. Ce sont, en particulier, les trachéo-dorsaux (*t d*), sterno-dorsaux (*s d*), sterno-trachéo-ventraux (*s v-t v*) et trachéo-coxaux (*t c*) intersegmentaires, chiasmatiques ou non. Mais il y a lieu de rechercher les causes des différences existant entre les points d'insertion de certains d'entre eux, comme les trachéo-ventraux des Spirobolides et des autres Chilognathes.

B. — TRANSLATION DES PATTES CHEZ LES SPIROBOLIDES

Non seulement le point d'insertion du muscle trachéo-ventral de la *P. 2* passe, chez les Spirobolides, du III[e] anneau au II[e], mais il manque, aux paires de pattes 1 et 3, les faisceaux qui devraient aboutir dans les II[e] et IV[e] anneaux.

Une troisième caractéristique, particulière aux Spirobolides, est que le muscle trachéo-sterno-ventral de la paire de pattes 4 rejoint le III[e] anneau au lieu du IV[e], et qu'il existe un muscle homologue à la *P. 5*.

On remarque que tous les points d'insertion des muscles classiques *sont déplacés d'un anneau vers l'avant* et que l'hypothèse d'un mouvement de translation de certaines paires de pattes, notamment les 3[e] et 4[e] est parfaitement soutenable. Ces muscles trachéo-ventraux, liés aux trachéo-dorsaux de la *P. 3*, sont la preuve qu'un déplacement des appendices est possible puisque l'homologue des trachéo-ventraux de la *P. 2* aboutit ventralement au II[e] anneau, alors que son homologue, chez les autres Chilognathes, s'insère dans le III[e]. L'hypothèse du déplacement des pattes est d'autant plus vraisemblable que le muscle trachéo-dorsal postérieur (*t d.p*[3]) de la *P. 3* des Spirobolides, tout en gardant son point d'attache dans le V[e] diplosegment, traverse, sans s'y arrêter, le IV[e] anneau par suite de la position de la paire de pattes correspondante, qui se trouve au niveau du diplosegment III au lieu du IV[e].

Un tel phénomène de translation a déjà été supposé par F. Silvestri (1), qui a émis l'hypothèse suivante : le collum étant apode et les anneaux II, III et IV étant munis d'une seule paire d'appendices, la paire antérieure du V[e] anneau possédant deux paires de pattes, chez les Chilognathes, vient se placer dans le IV[e], la paire de ce IV[e] anneau passe dans le III[e] et la paire de membres de celui-ci se joint à la 1[re] paire de pattes dans le II[e] anneau.

K. W. Verhoeff nie ce déplacement et le considère comme purement hypothétique. Il est impossible, d'après lui, que des paires de pattes comme les 3[e] et 5[e] se déplacent puisqu'elles sont soudées aux pleurotergites. Un déplacement partiel est toutefois accepté par l'auteur pour des appendices dont les sternites sont libres (1[re] et 2[e]) mais il n'en est pas de même avec les 3[e], 4[e] et 5[e] paires dont les « rapports physiologiques étroits avec les III[e] et IV[e] anneaux l'interdisent. Ils ne peuvent pas se déplacer, d'autant que les liaisons musculaires sont primitivement établies. Un sternite ne peut se souder à un pleurotergite qui lui est étranger ». K. W. Verhoeff croit plus logique de penser que les anneaux sont d'origine diplosomitale, le collum restant apode et que le II[e] anneau a gardé ses deux paires d'appendices originelles. L'auteur conçoit que le V[e] anneau a perdu

(1) Dans une note préliminaire (1962) nous avions déjà partagé l'opinion de F. Silvestri et prouvé la réalité d'un mouvement de translation, grâce à la musculature particulière de la P. 2 et de la P. 3.

Source : MNHN, Paris

une paire de pattes et pense être en droit de considérer les cyphopodes (vulves) comme appendices antérieurs du III[e] diplosegment, tandis que ces mêmes cyphopodes occupent la place des appendices postérieurs de cet anneau chez les autres Diplopodes.

S. M. Manton reconnaît également la possibilité d'un déplacement mais se base uniquement sur la disposition particulière des trachéo-dorsaux. C'est un point de depart, mais les documents utilisés sont insuffisants si l'on admet, avec l'auteur, l'origine diplopodienne du thorax. Une musculature diplosomitale devrait se reucontrer à chaque anneau thoracique, c'est-à-dire un faisceau dorso-ventral antérieur (*t d.a*) et un faisceau postérieur (*t d.p*), ce qui n'est pas le cas. D'autre part, les documents de S. M. Manton n'apportent pas la preuve que les appendices se sont déplacés dans l'ordre où ils se trouvent les uns par rapport aux autres et ne précisent pas ceux des appendices qui ont effectivement migré. La numérotation 1, 2, 3, 4, n'est pas forcément exacte. Si les anneaux thoraciques sont doubles, que sont devenus les appendices qui semblent manquer et quelles places occupent-ils dans le diplosegment ? Etaient-ils antérieurs ou postérieurs ? Autant de questions qui ne sont ni posées ni résolues. Tout au plus trouve-t-on une allusion au tendon 4 de la *P. 3* (fig. 33 *b* de Manton) qui « représenterait probablement une relique d'un muscle autrefois fonctionnel », encore le reconnaît-on comme un élément antérieur. Ce n'est pas notre opinion; pour nous ce n'est qu'un élément postérieur et qui n'aboutit pas à la *P. 3* mais à un sclérite situé en arrière de la *P. 2*. Les points d'insertion sont donc incorrectement localisés.

En conclusion, les muscles directeurs trachéo-dorsaux, tout en indiquant qu'un mouvement de translation vers l'avant a pu se produire pour la *P. 3* des Spirobolides, n'apportent pas une preuve de ce déplacement. Il est nécessaire de faire appel aux muscles trachéo-ventraux de la *P. 2* qui s'insèrent *sur la lèvre ventrale de l'anneau II* chez les Spirobolides alors qu'ils aboutissent à la *lèvre ventrale de l'anneau III* chez les autres Chilognathes.

Deux questions se posent :

a) Comment, dans ces conditions, se présente le thorax des Diplopodes, et quelle en est la nature ?

b) Puisqu'un mouvement de translation des pattes est prouvé chez les Spirobolides, que deviennent les orifices génitaux et doit-on envisager pour eux un déplacement du même ordre ?

C. — INTERPRÉTATION DU THORAX DES DIPLOPODES CHILOGNATHES

Sur la base de ce qui vient d'être exposé, il doit être possible d'expliquer et de comprendre certaines caractéristiques particulières du thorax, notamment la présence d'une seule paire de pattes par anneau.

Comme nous l'avons vu, la musculature trachéo-dorsale est complexe dans le thorax et n'apporte, à elle seule, aucun renseignement sur la position de la patte. Mais il existe à chaque paire 1 et 2, un muscle sterno-dorsal qui est caractéristique d'appendices antérieurs d'anneau. De plus, la présence d'un trachéo-ventral, à chacune des poches trachéennes, aboutissant aux anneaux II et III, confirme que les *pattes thoraciques 1 et 2 sont des pattes antérieures et qu'elles appartiennent aux anneaux II et III.*

Pour les mêmes raisons, chez Callipoidea, Craspedosomoidea, Chordeumoidea, Iuloidea, Colobognatha, *la position de la paire de pattes 4 est également antérieure et l'appendice appartient au IV[e] anneau,* qui a toujours été considéré comme double par tous les auteurs. Si l'on admet également que la gula appartient au collum (1) une alternative se pose :

(1) Nous aurons l'occasion de revenir plus en détail sur ce sujet au chapitre II, C. 4

Source : MNHN, Paris

a) Ou bien les trois premiers anneaux du corps des Diplopodes sont simples, et tout est dans l'ordre puisqu'ils possèdent chacun une paire d'appendices (gula comprise);

b) Ou bien les trois premiers anneaux du corps sont doubles et il manque alors des appendices.

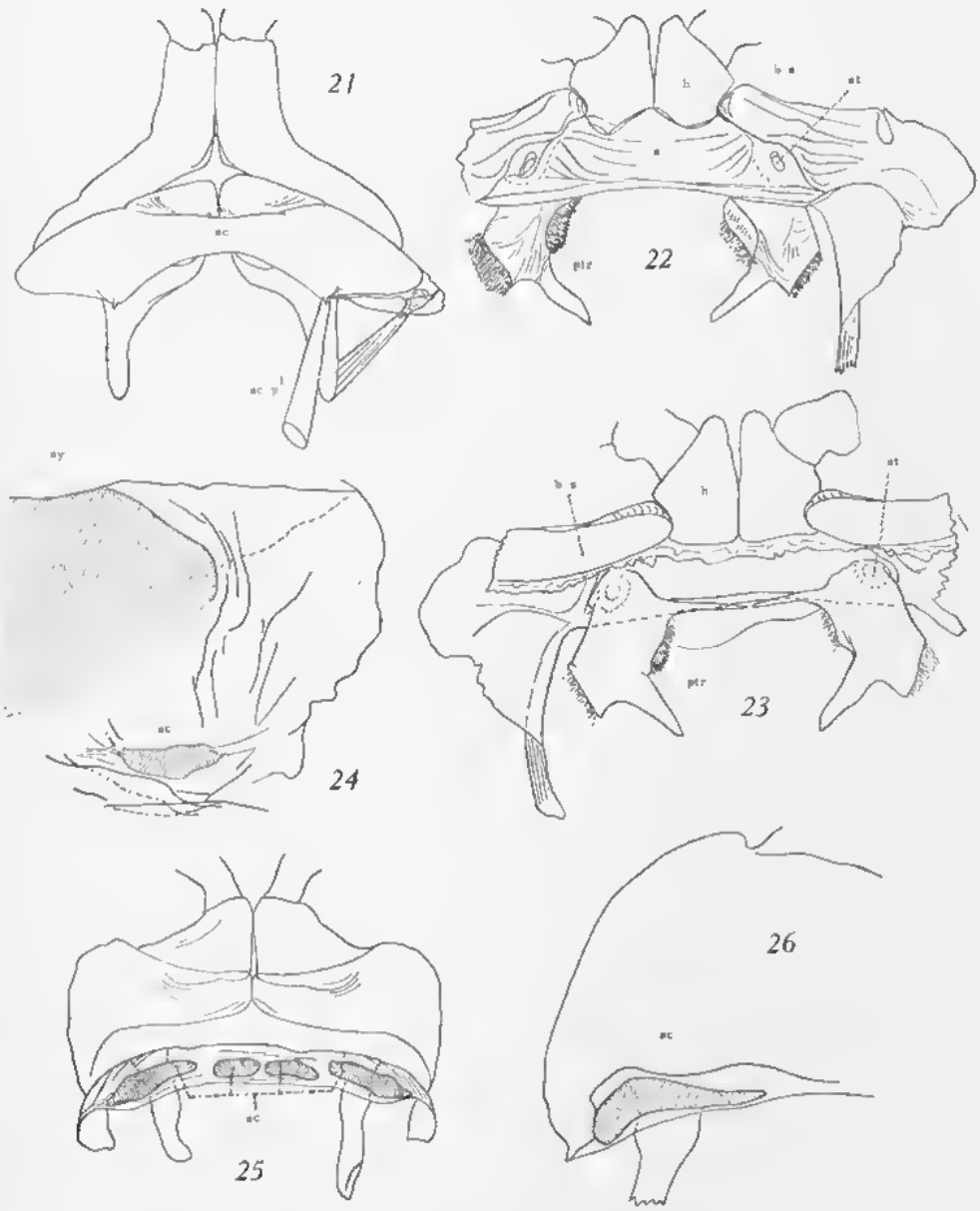


Fig. 21. — 1re paire de pattes d'une ♀ de *Schizophyllum sabulosum* (L.) avec le volumineux sclérite intercalaire impair.

Fig. 22. — 3e *paire* de pattes de *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl., face antérieure.

Fig. 23. — 3e paire de pattes de *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl, face postérieure.

Fig. 24. — Fragment de la 1re paire de pattes d'un ♂ de *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl. avec sclérite intercalaire *sc*,

Fig. 25. — *Xystopyge allnaudi* Brôl. 1re paire de pattes avec sclérite intercalaire *sc*.

Fig. 26. — Fragment de la 1re paire de pattes d'un ♂ de *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch) *sc* sclérite intercalaire.

Source : MNHN, Paris

1. — *VESTIGES DES PATTES THORACIQUES DISPARUES.*

Notre attention a été attirée, en premier lieu, par l'existence de sclérites situés en arrière des *P. 1*, *P. 2* et *P. 3*.

Depuis longtemps déjà, il est connu que la face postérieure des premières paires de pattes présente des sclérites le plus souvent pairs (1) qui ont été nommés intercalaires. Ils sont présents chez les Spirobolides (*P. 1* et *P. 2*) (*s. c.* - fig. 15, 18, 19, 24), Spirostreptides (*P. 1*, *P. 2*, *P. 3*) (fig. 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31), Iuloidea (*P. 1* et *P. 2*) (fig. 21, 32).

Sclérites intercalaires.

Les Spirostreptides montrent en arrière des sternites des 1re, 2e et 3e paires de pattes deux sclérites rattachés à ces pattes par des membranes.

Les sclérites des 1re et 2e paires de pattes sont toujours pairs, situés très latéralement et de formes et volumes variés. Toutefois, chez *Xystopyge alluaudi* Bröl. (fig. 25), on rencontre à la 1re paire, en dehors des sclérites latéraux, deux petites plages sclérifiées médianes. Chez la ♀ les sclérites de la *P. 2* sont rejetés en arrière par l'orifice du sac vulvaire (fig. 50, 51, 52, 53 et 54 *Thyropygus*) de même que chez les ♂ (fig. 27, 28, 30).

Les sclérito rattachés à la 3e paire de pattes sont plus intéressants, car, si dans la plupart des cas ils sont pairs, chez certaines espèces ils sont représentés par une large pièce impaire munie, au bord postérieur, de deux apophyses d'insertions musculaires plus ou moins développées. On les rencontre sous cette forme chez les genres *Plethocrossus*, *Prionopetalum* et *Xystopyge*; (*Xystopyge alluaudi Brol.*, fig. 31), *Plethocrossus octofoveatus* (fig. 29), *Lophostreptus*, *Characlopygus lucifugus*.

En 1962 (2), nous avons émis l'hypothèse que les sclérites intercalaires pourraient être les vestiges de pattes disparues. Telle n'est pas l'opinion de H. W. Brölemann (1920). L'auteur envisage et discute deux hypothèses. Ou bien « ce sont les restes d'organes préexistants qui se sont atrophiés au cours de l'évolution, ou bien ce sont des formations nouvelles d'apparition tardive ».

La première hypothèse n'est pas retenue par H. W. Brölemann, bien qu'il l'ait envisagée au premier abord, car il considère les trois anneaux thoraciques comme d'origine simple, le premier étant apode, les deux suivants munis chacun d'une paire d'appendices. La présence du platosternite de W. Biolen au IVe anneau (diplosegment) conduit H. W. Brölemann à envisager le sclérite impair de la 3e paire de pattes (fig. 31) et par voie de conséquence les sclérites pairs, comme équivalent de ce platosternite, donc comme vestiges des membres disparus, les apodèmes du bord postérieur étant les homologues des poches trachéennes. Toutefois l'auteur, s'appuyant sur deux faits, ne peut se ranger à cette façon de voir.

En premier lieu, les sclérites intercalaires sont situés *en arrière* de la 3e paire de pattes, alors que le platosternite se trouve en avant (3). Si pour expliquer cette absence de concordance topographique on suppose que la paire de pattes du IVe anneau n'est pas la même chez les Spirostreptides et les Chordeumides, on se heurte à une seconde objection. H. W. Brölemann fait intervenir alors les processus différents existant entre les *P. 9* situées en arrière des gonopodes du ♂ des Spirostreptides et les sclérites intercalaires. En effet, la *P. 9* au cours de la croissance de l'animal régresse, tandis que les sclérites intercalaires augmentent au contraire de volume et atteignent leur état le plus parfait chez l'adulte. Le processus est donc inverse et selon H. W. Brölemann les sclérites suivraient une évolution post-embryonnaire inverse de ce qui devrait se produire si ces sclérites étaient des restes d'appendices disparus. Il conclut que ce mode de croissance exclut la possibilité de cette hypothèse. Les sclérites intercalaires sont donc des néoformations d'apparition tardive et constituent, suivant la durée plus ou moins

---

(1) Ils sont parfois fusionnés en un sclérite impair.

(2) *C. R. Acad. Sci.*, t. 255, p. 2817-2819, et *Bull. Mus. Nat. Hist. nat.*, t. 34 n° 5, p. 355-364.

(3) Le platosternite est considéré par H. W. Brölemann comme vestige de la paire d'appendices antérieure du diplosegment IV, la 3e paire de pattes ambulatoires comme une paire postérieure de ce diplosegment. Voir chapitre II, C, 3. — la discussion qui nous a conduit à une opinion inverse.

Source : MNHN, Paris

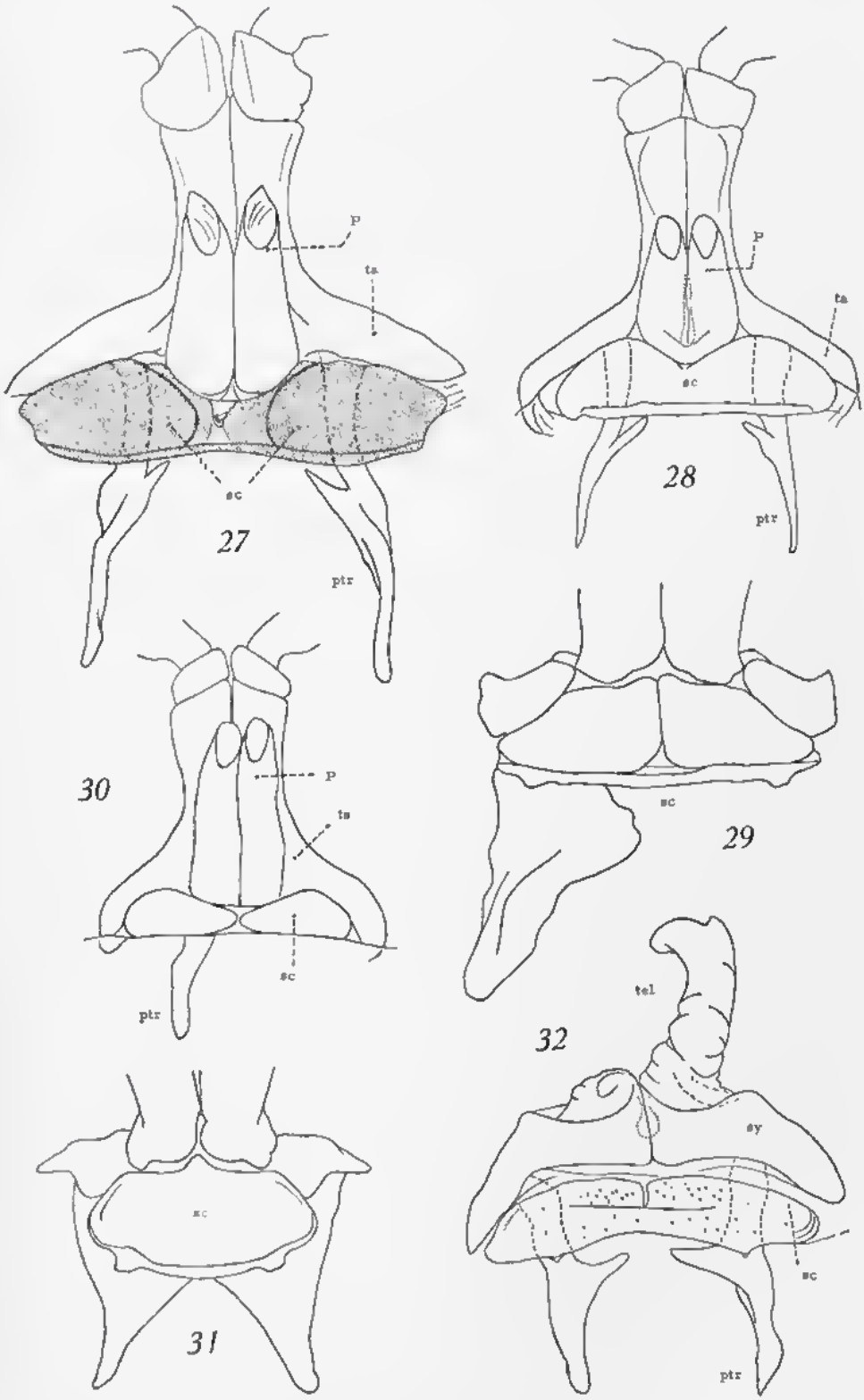


FIG. 27. — 2e paire de pattes avec pénis et sclérite intercalaire impair de *Charactopygus lucifugus* Brölemann.

FIG. 28. — 2e paire de pattes d'un second spécimen de *Charactopygus lucifugus* Brölemann.

FIG. 29. — 3e paire de pattes de *Plethocrossus ocfofovealus* Att.

FIG. 30. — 2e paire de pattes de *Scaphiotreptus parilis* (Karsch).

FIG. 31. — 3e paire de pattes d'un *Xystopyge alluaudi* Brölemann. ♂.

FIG. 32 — 1re paire de pattes d'un *Schizophyllum sabulosum* (L.) ♂. Abréviations, page 185.

Source : MNHN, Paris

longue du développement individuel, ou bien un pseudo-sternite, ou bien des plages isolées.

Nous ne sommes pas d'accord avec les interprétations de H. W. BRÖLEMANN et ne pouvons considérer les sclérites comme des néoformations, car les muscles qui aboutissent à ces sclérifications sont typiquement appendiculaires au sens large donné à ce terme. Les sclérites intercalaires sont les vestiges d'appendices disparus, et les apodèmes situés aux angles inférieurs sont les traces de poches trachéennes, car ils supportent des muscles dorso-ventraux (*s c.p*) et des trachéo-scléritaux intersegmentaires (*ts*) (fig. 15-21), homologues notamment aux dorso-ventraux (*t d.p*) des pattes ambulatoires normales.

H. W. BRÖLEMANN, lorsqu'il tente de rapprocher ces sclérites impairs du platosternite de W. BIGLER, fait fausse route car (voir chapitre II, C. 3) la question n'est pas aussi simple qu'on l'a présentée jusqu'ici. *Le platosternite et sa musculature représente un complexe, vestige des deux paires d'appendices du IV^e^ anneau. Le platosternite des Chordeumides n'est pas l'homologue du sclérite intercalaire impair des Spirostreptides,* mais au contraire l'homologue de la *P. 3* fonctionnelle, tandis que le sclérite correspond, chez les Chordeumides, à un territoire postérieur de la poche trachéenne en baguette de la pièce.

L'argument avancé par H. W. BRÖLEMANN pour prouver que les sclérites intercalaires sont des néoformations et non des membres vestigiaux, et qui repose sur l'idée que les traces laissées par un membre disparu par régression, cas supposé des appendices des doubles segments thoraciques, doivent subir le même processus régressif au cours du développement post-embryonnaire que les *P. 9* ambulatoires des larves ♂ (1), témoignage de ce processus, n'est pas valable, le cas de cette paire de pattes étant très particulier. Il s'agit de membres *en cours d'évolution* vers une spécialisation (copulatrice) (2) comme nous l'a prouvé l'étude de sa musculature (3). L'évolution de cette paire de pattes au cours du développement post-embryonnaire est d'abord régressive puis progressive; elle se retrouve chez l'adulte avec une musculature typiquement gonopodiale; par contre les sclérites intercalaires représentent des membres déjà fixés dans un état de régression correspondant au degré évolutif de l'animal considéré. Il y a, chez BRÖLEMANN, confusion entre le temps ontogénétique et le temps phylogénétique.

Si aucune solution n'a été apportée par les auteurs au problème de l'origine des sclérites intercalaires, c'est que seule la morphologie externe a été envisagée. L'examen de nos figures, plus particulièrement celles consacrées aux Spirobolides, Spirostreptides et Iuloidea (fig. 12, 17, 20), montre avec clarté que ces formations, qu'elles soient paires ou impaires, servent de base à des faisceaux musculaires particuliers qui ont échappé jusqu'ici aux recherches. Nous reconnaissons, pour chacun d'entre eux, des trachéo-dorsaux aboutissant respectivement aux anneaux III, IV et V, homologues aux trachéo-dorsaux des membres 1, 2, 3, trachéo-dorsaux qui se trouvent même confondus avec ceux des appendices ambulatoires en une seule masse musculaire. C'est la dissection fine qui, seule, peut déceler l'existence de ces faisceaux. L'une des raisons de leur méconnaissance réside précisément dans le fait qu'une seule masse musculaire dissimulait deux muscles différents. En outre, une deuxième paire de faisceaux musculaires (*ts*) réunit les sclérites à la poche trachéenne de la patte ambulatoire à laquelle ils sont accolés (fig. 15). La troisième paire de pattes des Spirobolides, qui ne présente aucune sclérification, mais seulement un simple feuillet chitineux translucide, possède néanmoins ces muscles trachéo-scléritaux.

Quelles sont les homologies de ces muscles particuliers ? Nous pouvons valablement les comparer aux intersegmentaires des pattes ambulatoires (*tc*). Ces faisceaux sont très probablement identiques aux muscles parallèles qui se retrouvent toujours dans le thorax. On peut envisager que les muscles sont dérivés des faisceaux primitifs et sont en voie de régression comme les appendices correspondants. Nous verrons au chapitre III que les vulves et le pénis, appendices spécialisés, ont conservé des muscles identiques y compris les chiasmatiques (fig. 66).

---

(1) - (2) Voir troisième partie, chapitre IV.

(3) DEMANGE J.-M. : *C. R. Acad. Sc.*, t. 248, p. 2032-2033, 1959. *Bull. Mus nat Hist. nat.*, t. 36, n° 2, p. 101-210, 1964.

Source : MNHN, Paris

Pour nous il ne fait aucun doute que les sclérites intercalaires représentent les vestiges de trachéo-sternites d'un second métamère thoracique, et par conséquent des membres correspondants puisque sternite, poches trachéennes et appendices forment un tout chez les Diplopodes. Les muscles trachéo-dorsaux, associés aux sclérites, sont caractéristiques et doivent se retrouver même chez les espèces dépourvues de formations visibles. C'est en effet ce que l'on constate, mais il faut reconnaître que, sans les documents apportés par les Spiroboles et les Spirostreptes, Chilognathes réputés archaïques, il serait impossible de désigner affirmativement tel muscle comme vestigial et de ne pas le confondre avec le faisceau appartenant à l'appendice auquel la sclérification est rattachée.

Si chez les Callipoidea il est encore possible d'entrevoir la possibilité de l'existence d'une formation particulière, grâce aux points d'attache des muscles situés un peu en dehors du sternite de la *P.* 2, on ne pourrait dissocier ces faisceaux chez les Polydesmoidea et Colobognatha par exemple, où seuls les points d'insertion sont visibles en l'absence de sclérites. Les points d'insertion sont, dans ce cas, des indicateurs précieux.

Une dernière constatation peut être faite concernant l'individualisation des sclérites, vestiges appendiculaires : c'est seulement chez les formes réputées primitives que les sclérifications sont visibles. Les groupes très évolués, comme les Polydesmoidea, sont généralement dépourvus de ces formations et ne montrent que les points d'attache des trachéo-dorsaux particuliers, comme s'il y avait eu fusion de la pièce à la paire de pattes. On peut envisager que la régression de la paire de pattes entraîne des rapports étroits avec les appendices précédents et une fusion partielle des éléments, notamment trachéens, comme semble l'indiquer la présence de muscles trachéo-dorsaux postérieurs (*t d.p*) sur les pattes restant ambulatoires. L'insertion de ces muscles étrangers à une paire de pattes antérieure pourrait n'être qu'apparente. De telles fusions trachéennes existent d'ailleurs dans les anneaux abdominaux. Ces phénomènes de fusion semblent identiques à ceux découverts dans les organes génitaux (chapitre III) le pénis notamment. A un pénis fusionné correspond l'absence de trace visible de sclérite, mais il y a persistance des faisceaux trachéo-dorsaux correspondants.

Notre interprétation des anneaux thoraciques doubles est confirmée par O. Pflugfelder qui a retrouvé chez *Platyrrhacus amauros* deux paires de sacs coelomiques et deux ébauches ganglionnaires par anneau thoracique. Mais un travail récent (1964), dont nous avons eu connaissance après la rédaction de cette étude, aboutit à une conclusion opposée. W. Dohle, étudiant l'embryologie de *Glomeris marginata* (Vill.), ne trouve (in litt.) qu'une paire de sacs coelomiques par anneau : il n'observe de même (in litt.) qu'une seule paire de ganglions, et nous adresse le dessin d'une coupe sagittale d'un jeune embryon d'*Orthomorpha gracilis*, en y désignant les somites des 1re, 2e et 3e paires de pattes (anneaux II, III et IV), le collum correspondant au somite post-maxillaire. Il conclut donc à un thorax à segments simples. Néanmoins la figure de Dohle montre, au niveau de chaque somite appendiculaire, une incisure qui fait penser à la présence de deux ganglions et non d'un seul; on retrouverait ainsi les données de O. Pflugfelder.

En résumé, les embryologistes ne sont pas d'accord, et leurs observations s'opposent : d'une part, deux somites avec deux paires de sacs coelomiques par anneau thoracique; d'autre part, un seul somite avec une paire de sacs et une paire de ganglions.

N'ayant pas étudié personnellement l'embryologie des Diplopodes, il nous est impossible de trancher cette question. Mais les divergences relatives aux conclusions des recherches appellent quelques commentaires.

Tout d'abord, nous avons montré que la région thoracique est très particulière, et le développement du métamère postérieur des diplosegments thoraciques est probablement freiné par un phénomène inhibiteur (voir 5e partie), qui tend à empêcher notamment l'apparition des appendices de ce segment. Il est donc vraisemblable que l'inhibition se fasse déjà sentir chez l'embryon où le somite correspondant serait moins développé.

S. M. Manton mentionne un phénomène analogue, dans son travail « Concerning head development in the Arthropods ». L'absence d'un segment abdominal (7e) est admise chez les Crustacés très évolués aussi bien chez l'embryon que chez l'adulte; et l'auteur conclut qu' « il s'ensuit qu'une réduction ou une perte de

Source : MNHN, Paris

composants segmentaires inemployés peut se rencontrer dans la tête de certains animaux ».

A propos des sacs coelomiques on peut envisager que la 2e paire, non retrouvée par Dohle, soit très fugace, ou bien qu'elle n'a pu être mise en évidence. Manton écrit à propos de la cavité coelomique de segments céphaliques que « sa lumière peut être petite et transitoire ». Elle est si « petite chez maints Crustacés qu'une bonne technique est nécessaire pour la démontrer et chez la plupart des Arthropodes les plus évolués, les somites pleins se différencient en leurs ébauches d'organes sans aucune apparition d'un coelome ».

La présence d'une seule paire de sacs coelomiques bien visibles par anneau ne peut-elle expliquer également la tendance, dans le thorax, à la condensation des éléments appendiculaires d'un diplosegment donné (*P. 2* - pénis, par exemple) ? Des composants de la seconde paire de sacs coelomiques « manquants » donnant naissance à la musculature des appendices rudimentaires du thorax ne peuvent-ils être présents malgré tout dans la paroi coelomique unique et n'être pas révélés par les techniques de coloration habituelles ?

Quoi qu'il en soit, il est évident que l'embryologie, à elle seule, ne peut tout expliquer. Nous ferons nôtre l'opinion de J.-R. Denis qui écrit dans l'introduction de sa thèse (1928) : « L'anatomie permet de pousser la recherche plus avant que ne le fait l'embryologie, et cela pour l'excellente raison qu'il y a, chez un adulte, beaucoup plus de choses que chez l'embryon; nous entendons par là des choses reconnaissables. Leurs ébauches existent sans doute chez l'embryon mais nous ne savons pas les y reconnaître; force nous est donc de les rechercher là où elles sont le plus facile à voir. »

Or, l'étude de l'anatomie de l'adulte des Diplopodes (la musculature du thorax de *Glomeris* est identique à celle des autres Diplopodes) nous a révélé des structures musculaires qui ne peuvent être interprétées avec les données embryologiques de Dohle.

2. — *LES DIPLOSEGMENTS THORACIQUES II, III ET IV.*

Dans une note publiée en 1962 (1), nous attirions l'attention sur la musculature de la première paire de pattes des Spirostreptides et des Spirobolides. Cette paire d'appendices est en effet pourvue, en dehors des faisceaux musculaires des sclérites intercalaires (*t s*), d'une paire de petits muscles reliant la base de la poche trachéenne ou syncoxosternum (*t.t*) (fig. 15). La troisième paire de pattes présente, également en arrière, un muscle partant de la base de la poche trachéenne dont le point d'insertion est sur une simple membrane chitineuse translucide, sans sclérification d'aucune sorte, recouvrant les muscles trachéo-coxaux. Il avait été établi une homologie entre ces deux muscles, interprétés comme des muscles de membres vestigiaux d'après les points d'insertion comparables. Ces faisceaux sont bien vestigiaux (3e paire de pattes), mais dans le cas de la première paire il s'agit de *vestiges de muscles coxaux* qui ont presque disparu par suite de la fusion des pièces coxales et sternales en syncoxosternite. La différence essentielle existant entre les paires de pattes 1 et 3 réside dans la présence chez la seconde de deux muscles coxaux caractéristiques agissant sur les hanches, et la disparition presque totale de ceux-ci chez la première. La musculature appendiculaire de la *P. 3* est *complète*, celle de la *P. 1 incomplète* (fig. 175-176). Nous reconnaissons, en effet, des muscles partant du syncoxosternum et aboutissant au *premier article libre* de cet appendice, mais il ne s'agit là que de faisceaux d'un *article télopodial et non de coxa*. Les hanches des *P. 1* sont soudées à une portion de sternite en syncoxosternite, et nous ne retrouvons, en fait de musculature coxale (subcoxa - coxa), que le muscle d'ailleurs parfois invisible (*t.t*) dont il est question. Ce muscle est tout ce qu'il reste de la musculature coxale (subcoxale) originelle, avec les deux faisceaux chiasmatiques débutant sur une bride coxosternale et rejoignant la gula.

Une musculature semblable, incomplète, existe dans les gonopodes des Poly-

(1) *Bull. Mus. Hist. Nat.*, t. 31, n° 5, p. 355-361.

Source : MNHN, Paris

desmides (3e Partie, Chapitre III) où les faisceaux coxaux ont disparu par suite de la fusion du sternite et des hanches (subcoxa - coxa).

D'après les données déjà exposées concernant les faisceaux directeurs (Chapitre II. - A.) nous utiliserons pour notre démonstration les muscles sterno-dorsaux (*s d*) qui *sont toujours présents dans le thorax* même chez les formes où ils n'existent pas dans le tronc et qui *s'attachent toujours au sternite des appendices antérieurs*. Chez les Iulides, dans les segments moyens, où les pattes sont étroitement liées entre elles et elles-mêmes soudées à l'arc pleurotergal, les faisceaux s'attachent toujours sur le sternite de la paire de pattes antérieure du diplosegment et *se rendent toujours à l'anneau précédant* celui de la patte envisagée. Chez les Chilognathes, quel que soit le *degré évolutif*, les *muscles sterno-dorsaux ne changent pas de position*, comme nous l'avions rencontré, chez les Spirobolides, pour les faisceaux sterno-ventraux et trachéo-ventraux lors du mouvement de translation des appendices. Les pattes ambulatoires du thorax, au moins les *P. 1* et *P. 2* présentant ces muscles, *doivent être considérées comme des membres antérieurs* des diplosegments II et III. Les muscles trachéo-ventraux de chacune de ces pattes, aboutissant dans les mêmes diplosegments, confirment cette interprétation et dans ces conditions on doit considérer comme caractéristique des membres du thorax la présence des trachéo-dorsaux multiples aux pattes antérieures (1). Au lieu de rencontrer un seul faisceau antérieur, il s'en trouve un supplémentaire postérieur (2) doublant le muscle vestigial des sclérites (*s c.p*). Il est des cas où la *P. 3*, dont nous n'avons pas encore discuté l'attribution au thorax, ne présente que ce seul muscle trachéo-dorsal postérieur (Polydesmoidea, Colobognatha); sans le faisceau sterno-dorsal, elle pourrait être considérée comme membre postérieur du diplosegment IV.

Il est maintenant possible de poser la question de savoir si cet anneau IV appartient au thorax ou à l'abdomen. Le problème a déjà fait l'objet de nombreuses notes, ce diplosegment ayant même reçu de K. W. Verhoeff, le nom spécial de « medialring ». Mais la discussion engagée ne pouvait aboutir, car elle ne reposait que sur la morphologie externe. Rien, en effet, à part la présence d'une seule paire de pattes (3), ne le distinguait des autres anneaux de l'abdomen.

Il n'en est pas de même si l'on fait intervenir la notion du diplosegment thoracique qui peut être défini par les caractères suivants :

Une paire d'appendices fonctionnels antérieurs, auxquels sont souvent adjoints des vestiges trachéo-sternaux d'appendices postérieurs; — une musculature trachéo-dorsale complexe constituée d'un ou plusieurs faisceaux antérieurs (*t d.a*) (diplosegment correspondant) et d'un faisceau postérieur (*t d.p*) (diplosegment suivant); — présence constante d'un muscle trachéo-dorsal postérieur (*s c.p*) (diplosegment suivant) au niveau des vestiges trachéo-sternaux (sclérites intercalaires) ou leur emplacement théorique en cas d'absence complète de sclérification.

Or, la 3e paire de pattes est la seule, parmi les Chilognathes, même ceux possédant une musculature complexe comme les Chordeumides, qui présente ces critères. Le diplosegment IV, auquel appartient cette paire d'appendices, est donc plutôt thoracique qu'abdominal. Comme ces diplosegments particuliers, il est atteint, par ailleurs, d'un phénomène d'inhibition appendiculaire (voir Partie V) puisque, à son niveau, se rencontrent également des sclérifications vestigiales plus ou moins volumineuses (sclérites intercalaires, platosternite).

---

(1) Sans la présence du muscle sterno-dorsal (*s.d*) cette disposition pourrait être le point de départ d'un raisonnement tendant à démontrer que les appendices thoraciques libres sont l'indice de la nature simple des anneaux du thorax et à comparer la musculature dorso-ventrale de ceux-ci avec celle, également complexe, des appendices postérieurs des Chordeumides, Craspedosomides, etc., à membres libres (complexité musculaire liée à la fonction). Le muscle trachéo-dorsal le plus antérieur ne pourrait être considéré, dans ce cas, comme un faisceau antérieur véritable, homologue à celui, toujours unique, des appendices antérieurs des diplosegments abdominaux des formes à membres libres.

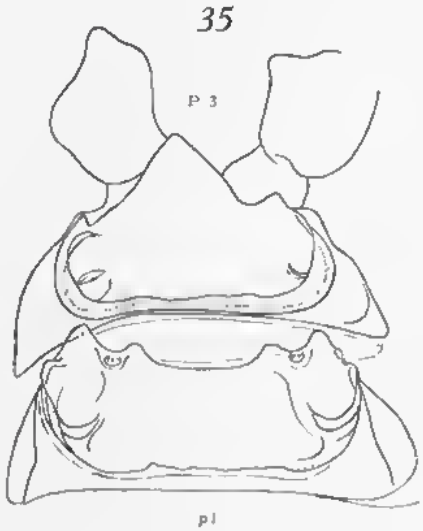
(2) En dehors de la présence d'un faisceau médian antérieur.

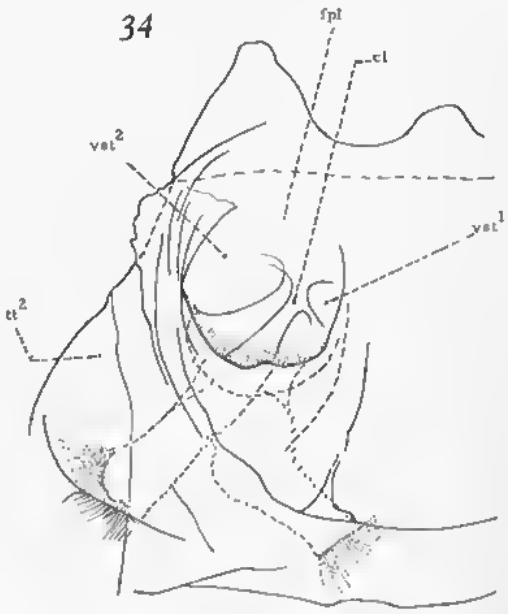
(3) Chez les Colobognathes on a tenté d'y adjoindre une paire supplémentaire pour expliquer le nombre différent d'appendices ambulatoires prégonopodiaux existant entre eux et les autres Chilognathes.

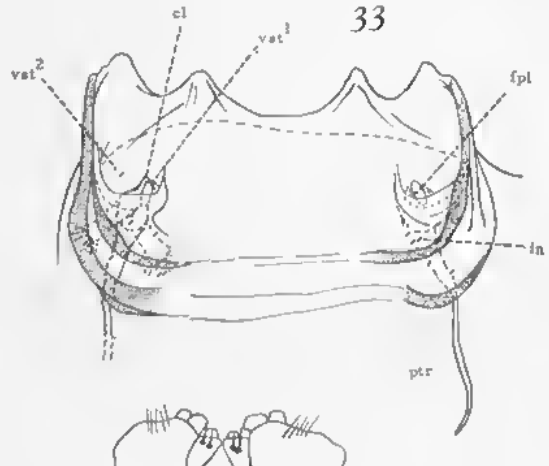
Source : MNHN, Paris

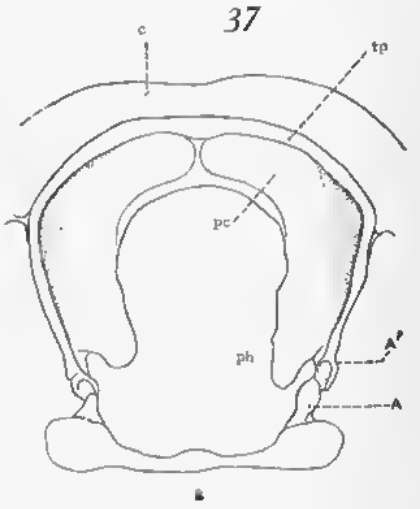
3. — *LE DIPLOSEGMENT THORACIQUE IV ET LE PLATOSTERNITE.*

Le IV^e^ diplosegment du corps ne possède qu'une seule paire d'appendices, la 3^e^ du corps, mais sa position et sa présence unique ont été souvent discutées.









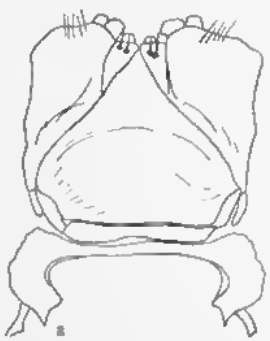


FIG. 33. — Platosternite de *Chordeuma silvestre* C. K

FIG. 34. — Platosternite de *Chordeuma silvestre* C. K. Détail de la poche respiratoire.

FIG. 35. — Platosternite de *Chordeuma silvestre* C. K. et sternite de la 3^e^ paire de pattes ambulatoire. On aperçoit des bourgeons de télopodite sur le platosternite.

FIG. 36. — Gnathochilarium de *Pachybolus laminatus cheviatteri* Drôl

FIG. 37. — Capsule céphalique de *Spirostreptus assintensis* Att., face postérieure. Abréviations, page 185.

Source : MNHN, Paris

Pendant longtemps on a pu croire que le diplosegment IV ne possédait qu'une paire de membres. C'est un argument qui a été mis en avant par certains auteurs pour rattacher l'anneau au thorax. Mais, en 1913, W. Bigler découvre, chez la ♀ de *Chordeuma silvestre* C.L.K., une plaque sclérifiée munie de poches trachéennes, insérée entre la vulve, située en arrière de la *P. 2*, et la 3e paire de pattes (fig. 33). Il nomme cette plaque platosternite et la considère comme le *sternite antérieur* du IVe diplosegment, les appendices ayant disparu. Renforçant son hypothèse, W. Bigler découvre un platosternite avec des télopodites atrophiés (1). Tous les myriapodologistes ont suivi les idées de W. Bigler, et il était admis jusqu'ici que le diplosegment IV était pourvu d'un platosternite, vestige appendiculaire, et d'une paire de pattes ambulatoires (3e).

Nous avons montré, dans une note préliminaire (2), que le problème n'était pas aussi simple.

La musculature de la poche trachéenne du platosternite est une musculature d'*appendices postérieurs* de diplosegment IV telle qu'elle a déjà été définie (fig. 8). Le platosternite serait donc le vestige d'une paire de pattes postérieure et non antérieure comme on le supposait. La paire de pattes 3, suivant le platosternite présente, elle, un seul muscle trachéo-dorsal, donc typique de membres antérieurs mais se rattachant au diplosegment V. *La 3e paire de pattes du corps, attribuée au diplosegment IV, appartient donc, en réalité, au diplosegment V.*

Quels sont alors chez la ♀ de Chordeumides les appendices du diplosegment IV ? Evidemment, le platosternite, par sa musculature trachéenne, mais représentant un sternite postérieur. Il manquerait donc une paire de membres entre la vulve et ce platosternite.

Le sexe ♂, dépourvu de cette structure, a été étudié minutieusement dans l'espoir qu'une comparaison des deux sexes apporterait une explication du phénomène, unique chez les Chilognathes. Partant du pénis, correspondant aux vulves, nous rencontrons une ordonnance appendiculaire normale, c'est-à-dire identique à celle de tous les autres Chilognathes : *P. 3* patte antérieure du diplosegment IV, *P. 4* patte antérieure du diplosegment V, *P. 5* patte postérieure du diplosegment V.

Il existe, de ce fait, un décalage curieux entre ♂ et ♀ : 3e paire de la ♀ = appendices antérieurs du diplosegment V; 3e paire du ♂ = appendices antérieurs du diplosegment IV; 4e paire de la ♀ = pattes postérieures du Ve anneau; 4e paire du ♂ = pattes antérieures du Ve anneau. L'homologie du platosternite proposé comme sternite antérieur du diplosegment IV par les auteurs, avec la *P. 3* du ♂ et, par voie de conséquence le décalage d'un appendice dans la numérotation, ne suffisent pas à expliquer le phénomène. Dans ces conditions, où se trouve la paire de pattes postérieure du diplosegment IV chez la ♀ comme chez le ♂ ?

L'examen minutieux de ce platosternite nous a permis de découvrir que la paire de fossettes (*fpl*, stigmates des auteurs) est une profonde invagination subcirculaire divisée verticalement en deux chambres par une cloison (*cl*). Deux troncs trachéens fonctionnels courts (fig. 33-34) s'ouvrent dans la chambre interne (*vst*^{1}) et, chez *Chordeuma sylvestre*, la baguette sclérifiée (*ptr*) correspond à une poche membraneuse (*in*) de chitine souple et transparente, qui se trouve en arrière de la plaque platosternale. Cette invagination se raccorde à la fossette platosternale, au niveau de la chambre interne (*vst*^{2}) (3).

La musculature, déjà décrite pages 26 à 28, se présente comme celle d'une paire de pattes postérieures, avec ses faisceaux trachéo-dorsaux complexes et son muscle sterno-latéral oblique (*sv.l*^{3}) (fig. 8) qui rejoint le diplosegment V. Néanmoins, il est utile de rappeler que la 3e paire de pattes du ♂, qui a une position antérieure dans le diplosegment IV, par suite de la présence d'un muscle sterno-

(1) Nous-mêmes avons rencontré quelquefois des formations très réduites en bouton.

(2) *Bull. Mus. Hist. Nat.*, t. 34, n° 6, p. 467-470, 1962.

(3) Ce détail, très important, n'a pu être mis en évidence que grâce à un nouveau matériel faisant défaut lors de la rédaction de la note préliminaire. *Parachordeuma brölemanni* Rib., par exemple, possède, en plus des troncs fonctionnels, une poche trachéenne entièrement sclérifiée qui aboutit à l'arrière de la fossette du platosternite. Cette poche appartient donc inconiestablement au platosternite et ne constitue pas un élément séparé.

Source : MNHN, Paris

dorsal (sd^3) (fig. 6), présente, elle aussi, des muscles sterno-dorsaux multiples comme tous les appendices thoraciques. N'est-ce pas l'indication d'une position antérieure du platosternite ? Il est logique de le penser; mais cette pièce, dont la forme, au moins partiellement, est identique au sternite de la paire d'appendices qui le suit (*P. 3* ambulatoire, fig. 35) est dépourvue du muscle sterno-dorsal classique. Ce muscle peut évidemment faire défaut, mais la présence du faisceau sterno-latéral oblique ($sv.l^3$) indique qu'une certaine zone, au moins, à la base de la baguette trachéenne, appartient au métamère postérieur.

Sans conclure que la sclérification étudiée est entièrement diplosternale, comme nous l'avons avancé en 1962, on peut dire qu'elle constitue plutôt un complexe trachéo-sternal dont la musculature est empruntée aux deux paires d'appendices, et où l'on retrouve des éléments postérieurs : le muscle sterno-latéral oblique (*sv.l*), et certains faisceaux postérieurs. Cette disposition est d'ailleurs typique d'appendices thoraciques, et nous aurons l'occasion de concevoir, pages 59-76, la présence d'éléments des deux musculatures antérieure et postérieure dans le thorax.

La *P. 3* ambulatoire du ♂ est donc l'homologue du complexe platosternal et le territoire du point d'insertion du muscle $sv.l^3$ de la ♀ correspond, chez le ♂, au territoire du muscle vestigial trachéo-ventral, déjà décrit, situé en arrière de la *P. 3*.

Les homologies doivent s'établir de la façon suivante :

	♂	♀
Diplosegment IV	— *P. 3* ambulatoire — muscle vestigial	complexe platosternal
Diplosegment V	— *P. 4* ambulatoire (antérieure) — *P. 5* ambulatoire (postérieure)	— *P. 3* ambulatoire (antérieure) — *P. 4* ambulatoire (postérieure).

Les faits ainsi mis en évidence sont d'un grand intérêt : ils démontrent que le IV^e anneau est bien soumis aux mêmes lois que les autres diplosegments thoraciques et ne fait pas exception à la règle. C'est incontestablement un anneau thoracique.

L'organisation particulière des ♀ de Chordeumides, unique parmi les Chilognathes, confirme que la morphologie des anneaux thoraciques est très différente de celle des anneaux de l'abdomen : les appendices du métamère postérieur sont toujours les plus réduits, voire inexistants, alors que les antérieurs sont parfaitement conformés (1). En outre, nos documents confirment que la position des vestiges du IV^e anneau chez tous les Chilognathes est bien postérieure et non antérieure.

4. — *LE PREMIER ANNEAU THORACIQUE OU COLLUM.*

Cet anneau est très particulier car il n'existe aucun appendice visible. Sa nature est très controversée. Pour les uns, il s'agit d'un simple segment, pour les autres, d'un diplosegment. La gula, hypostoma de R. Latzel et C. Attems, basilare de F. Silvestri, pièce impaire située en arrière et à la base du gnathochilarium serait, de l'avis général, le sternite du segment collaire. Silvestri, néanmoins, la considère comme le sternite d'un segment post-céphalique atrophié et O. Pflugfelder comme le sternite de deux segments maxillaires, le collum étant le tergite de ceux-ci.

Elle a la forme d'un bandeau étroit dont les extrémités latérales sont renflées (fig. 36-37). De chacune d'elles part une longue apophyse (A) qui est considérée comme la poche trachéenne de la pièce car, à son niveau, il existe des traces d'une invagination (stigmate) (fig. 9-10). La gula est articulée à une saillie

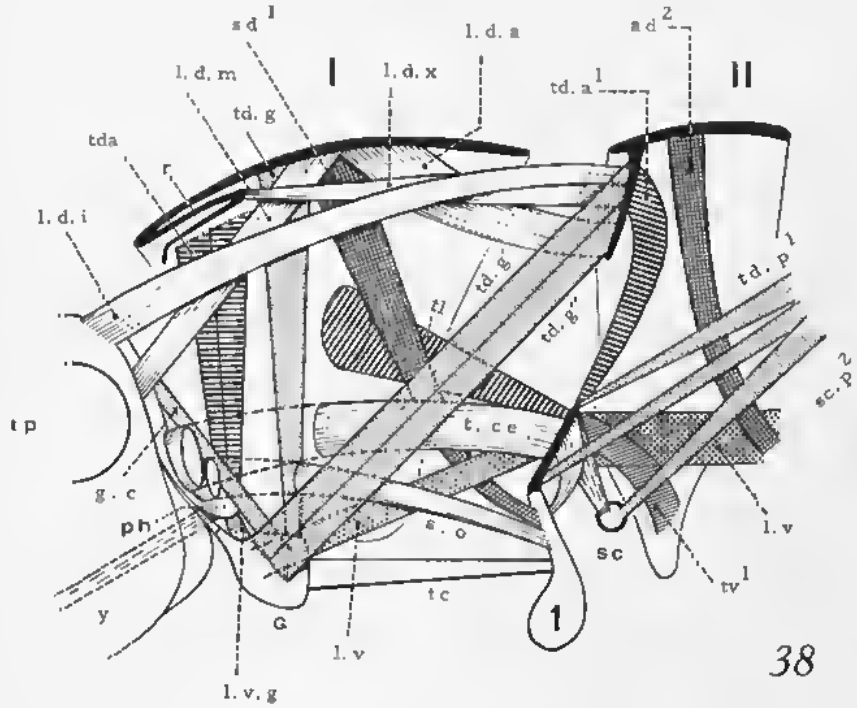
(1) Ici, exceptionnellement sur le sternite, des vestiges de membres sont visibles mais il s'agit d'un caractère sexuel secondaire.

Source : MNHN, Paris

particulière (A') de la capsule céphalique (fig. 11 et 37). Les faisceaux musculaires s'insèrent sur la poche (apophyse) et la gula elle-même.

a). **Musculature dorso-ventrale** (1).

En dehors des muscles dont il a déjà été question dans la partie descriptive (fig. 9, 10, 11, 12, 16, 17, 20 et 38), il existe un puissant faisceau partant du dos du collum et aboutissant à la gula (*t d.g*) (fig. 38) et deux muscles accolés (*t d.a*) dont les points d'insertion sont également dorsaux. Ils rejolgnent deux puissantes apophyses (*ph*) situées latéralement à la base de la capsule céphalique (fig. 11-



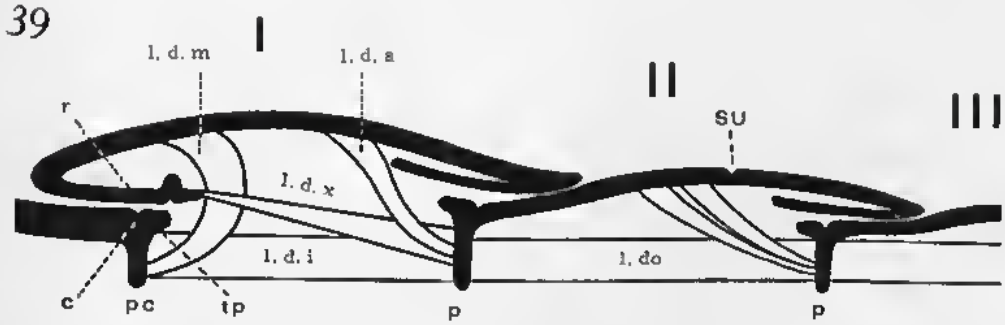


Fig. 38. — Coupe sagittale (côté droit, anneaux désarticulés) et musculature parielle schématique de la région collaire d'un Spirostreptide. Les muscles longitudinaux ventraux (*l.v*) sont reportés au second plan pour dégager *sc.p, td.p et tv*. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices.

Fig. 39. — Coupe sagittale schématique de la partie dorsale du collum et du diplosegment II avec leur musculature longitudinale dorsale. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments.

(1) La figure publiée en 1962 (*C. R. Acad. Sci.*) a été simplifiée pour la clarté de la présentation. Les faisceaux gula-diplosegment II, trachéo-postérieurs, ont été volontairement supprimés.

Source : MNHN, Paris

37-38). En outre, partant de la gula et de son apophyse, deux muscles dorsaux-ventraux postérieurs (*t d.g'* - *t d.g''*) rejoignent le phragma du diplosegment II. Un troisième faisceau se rend au bord latéral de la capsule céphalique (*g.c*). Tous ces muscles sont les homologues des trachéo-dorsaux des pattes ambulatoires et l'on peut, pour la gula, avancer qu'il s'agit bien d'un trachéo-sternite. En effet, le muscle situé dans le collum (*t d.g*) correspond à un trachéo-dorsal, peut-être antérieur, tandis que les autres, aboutissant au diplosegment suivant (*td.g'* - *t d.g''*); sont des trachéo-dorsaux postérieurs.

b) **Musculatures longitudinales ventrale et dorsale.**

La musculature ventrale est très simple et constituée par des bandes musculaires réunissant la gula aux poches trachéennes do la *P. 1* et aux apophyses latérales dites occipitales (*ph*) (fig. 11 et 38). En outre, un faisceau longitudinal partant de la poche trachéenne de *P. 1* (*t.c e*) (fig. 38) traverse le collum sans s'y insérer et rejoint les apophyses occipitales. Un muscle identique prend naissance sur le coxosternum de la même paire de pattes (*s.o*).

La musculature dorsale est beaucoup plus complexe (fig. 38 et 39). En dehors des bandelettes longitudinales déjà décrites qui traversent l'anneau (*l.d. i*) se trouvent des muscles convergents (*l.d. x*) qui s'attachent à un bourrelet triangulaire situé au milieu d'un large repli (*r*) du bord antérieur du collum (fig. 40). Deux faisceaux médians relient la tête au collum (*l.d. m*) et leurs points d'insertion se situent *sous* le repli collaire antérieur. Deux muscles puissants submédians (*l.d. s*) réunissent le collum au diplosegment II.

La gula, avec ses muscles dorso-ventraux est le sternite (trachéo-sternite) du collum, mais ce dernier est-il un segment double ou un segment simple ? Dans le premier cas existe-t-il des traces d'un second sternite en dehors de la gula et dans l'affirmative celui-ci représente-t-il le sternite antérieur ou postérieur du diplosegment éventuel ?

Nous avons déjà dit que nous croyons à l'origine double du collum, mais il semble, d'après nos récentes recherches (1963) qu'il s'agirait d'un diplosegment incomplet, la partie antérieure du premier métamère étant annexée par la capsule céphalique.

Un trait morphologique particulier au collum *est l'absence complète de phragma au bord antérieur* (fig. 39-40). Nous remarquons seulement un repli (*r*) terminé par un léger bourrelet. Les muscles longitudinaux dorsaux de la couche profonde (*l.d. i*) réunissent le phragma du diplosegment II et le phragma dit occipital. Ils traversent le collum sans s'y arrêter et font suite aux faisceaux précédents, de telle sorte que de la tête au telson on a l'impression de suivre les mêmes cordons musculaires. Il est vrai qu'il existe deux faisceaux convergents (*l.d. x*) partant également du phragma du diplosegment II mais ils aboutissent à la saillie triangulaire et les points d'attache se trouvent sur les côtés du triangle (fig. 40). Ces muscles ne sont nullement en continuité avec los longitudinaux des autres anneaux. Il semble donc que le collum soit bien un diplosegment *mais un diplosegment incomplet dont une portion du métamère antérieur se trouve annexée par la capsule céphalique*. Cette fraction métamérique correspondrait à un étroit territoire post-occipital (*tp*) séparé du vertex par un fin sillon (*c*) (costa) auquel correspond le phragma dit occipital (*pc*) (fig. 37). *Ce phragma occipital est en réalité le véritable phragma collaire*. Il présente deux faces de nature métamérique différente. Le territoire collaire se sépare, en effet, très facilement de la capsule après traitement à la potasse bouillante. C'est, en outre, sur ce territoire qu'aboutissent tous les muscles longitudinaux et dorso-ventraux antérieurs (*g.c*). Donc, la face postérieure est collaire, la face antérieure céphalique

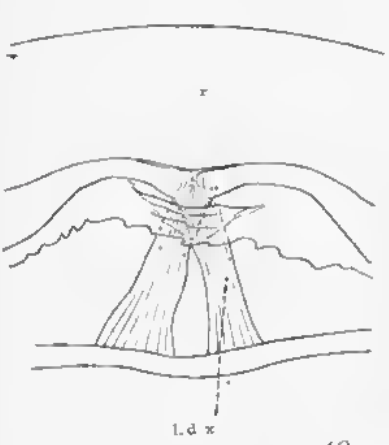
La nature double du collum est confirmée par les longitudinaux ventraux. trachéo-occipitaux (*t c.e, P. 1* à saillies phragmatiques collaires *ph*) et sterno-occipitaux (*s.o, P. 1* à saillies phragmatiques collaires) qui eux aussi traversent le collum sans s'y arrêter pour rejoindre le phragma collaire (*pc*) et ses apophyses (*ph*) (apophyses phragmatiques) (fig. 37 et 38).

La limite métamérique dans le collum pourrait être constituée par une sorte de bourrelet situé entre les points d'insertion des deux paires de muscles obliques issus du phragma collaire (*l.d.m*) et du phragma du II[e] diplosegment (*l.d.s*). L'étude

Source : MNHN, Paris

des muscles dorso-ventraux du collum confirme cette hypothèse et permet de préciser, dans une certaine mesure, la position de la gula dans le diplosegment, et par suite son attribution à l'un des métamères.

La position de la gula dans le collum est énigmatique car cette région a été particulièrement remaniée et bouleversée par des phénomènes de céphalisation. Il pourrait s'agir comme pour les autres trachéo-sternites du thorax, d'éléments antérieurs du diplosegment et l'on pourrait homologuer le muscle latéral, rejoignant le territoire collaire, à un sterno-dorsal (*sd*) (1). Les trachéo-dorsaux (*t d.g, t d.g', t d.g''*) sont identiques à ceux des diplosegments thoraciques suivants. Il y aurait, dans ce cas, disparition complète ou fusion avec la gula du vestige trachéo-sternal postérieur, et les faisceaux trachéo-dorsaux postérieurs



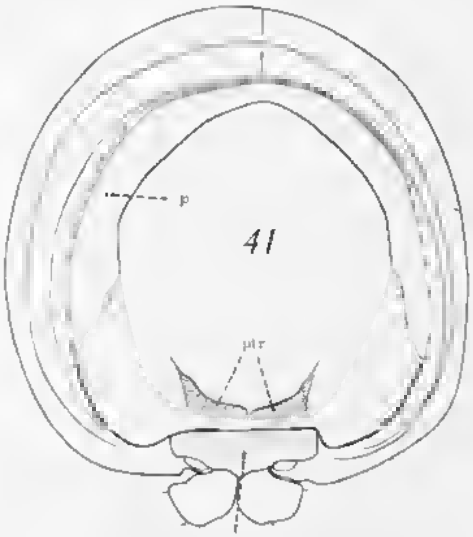


FIG. 40. — Fragment dorsal médian du collum de *Pachybolus laminatus cheralieri* Brôl. vu de l'intérieur pour montrer la zone rabattue (*r*) avec ses deux muscles longitudinaux divergents *t.d.x.*

FIG. 41. — Diplosegment de *Spirostreptus assiniensis* All., face antérieure.

(*t d.g', t d.g''*) seraient interprétés dans les deux sens sans objection possible. Il nous semble cependant que l'hypothèse d'une fusion de la totalité des deux éléments, de même que la disparition du postérieur, dans la gula est peu satisfaisante pour plusieurs raisons

Tout d'abord à cause de l'homologie parfaite des muscles dorso-ventraux (*g.c, t d.g, t d.g', t d.g''*), à ceux des pattes ambulatoires postérieures normales des Chordeumides et des pattes thoraciques de beaucoup de Chilognathes : un antérieur (*g.c*), un médian (*t d.g*), un postérieur (*t d.g', t d.g''*). La gula est reliée au fragment collaire post-céphalique ou tout au moins à l'étroit territoire en bourrelet, séparé du vertex par un fin sillon, faisant corps en arrière avec te phragma collaire, par une saillie infra-latérale spéciale de ce bourrelet (A') indépendante de l'apophyse phragmatique collaire. Le phragma collaire envoie, en effet, deux saillies en palette (*ph*) servant d'assise à des muscles homologues à des trachéo-dorsaux (*t d.a*) qui peuvent être interprétés comme des muscles de trachéo-sternite antérieur, à cause de leur insertion à la partie antérieure dorsale du collum libre, et de l'absence complète de faisceaux postérieurs. Interpréter ces saillies (*ph*), que nous appellerons *apophyses phragmatiques*, comme des vestiges sternaux soudés au phragma collaire peut s'expliquer si l'on se souvient que le sternite (*s*) des appendices antérieurs d'un diplosegment est complètement soudé à l'arc pleurotergal et fait corps avec le phragma (*ph*) (fig. 41). Il n'est pas impossible

(1) Encore faudrait-il, pour que l'homologation soit incontestable, que le muscle aboutisse à la *face antérieure* du phragma, ce qui n'est pas le cas.

Source : MNHN, Paris

que, par suite de la disparition quasi complète de ce sternite, ou de sa libération totale, les points d'insertion des trachéo-dorsaux se soient déplacés, ce qui est vraisemblable étant donné les bouleversements que la céphalisation a pu produire à ce niveau. Toutefois, une objection peut être faite contre cette interprétation : c'est qu'il pourrait s'agir d'une nappe musculaire somatique, d'un « *flexor inferus* » par exemple. Mais ceci n'est pas soutenable si l'on considère que de tels muscles *partent toujours de la face antérieure du phragma* et s'étalent sur la paroi latérale de *l'anneau précédent*.

Si nous interprétons les apophyses phragmatiques comme des vestiges possibles trachéo-sternaux du métamère antérieur, c'est que des muscles ventraux (*l.v.g*) réunissent ceux-ci à la gula (fig. 9, 11 et 38). Les faisceaux semblent être des longitudinaux ventraux. Or, seuls ces muscles relient entre elles les poches trachéennes (1). La présence de ces muscles et l'origine même des apophyses phragmatiques renforcent l'hypothèse selon laquelle la gula est un vestige trachéo-sternal postérieur comprenant également une partie antérieure. Les faisceaux multiples trachéo-sternaux (*t.ce, s.o*) sont une preuve supplémentaire. Ajoutons pour terminer qu'il existe entre la gula et la *P. 1* des muscles trachéo-coxaux (*tc*) semblables à ceux se trouvant entre *P. 1* et *P. 2* (chiasmatiques et parallèles) et entre *P. 2* et *P. 3* (parallèles). Or ces muscles, qui sont à assimiler à ceux des Callipoidea, Chordeumoidea, etc., *réunissent toujours deux paires d'appendices successifs* (2). La première paire de pattes étant *l'antérieure* du diplosegment II, *la gula ne peut représenter qu'une paire postérieure du collum*, au moins en partie (3)...

Nous ne pouvons considérer, avec O. Pflugfelder, le collum comme tergite des segments maxillaires pour les raisons exposées précédemment, en insistant sur le fait qu'aucun muscle dorso-ventral, issu du collum, ne vient s'insérer sur les pièces maxillaires. Mais considérer la gula comme le sternite de ces segments n'est pas justifié, car si elle représentait le sternite des deux paires de maxilles, on devrait alors trouver des liaisons musculaires entre celles-ci et la gula. Or, il n'en est rien : cette gula n'a de liaisons qu'avec l'apophyse phragmatique et le territoire post-occipital, par l'intermédiaire des longitudinaux ventraux *l.v.g* et d'un muscle *g.c. Aucun muscle ne la relie aux pièces du gnathochilarium*, alors qu'un faisceau musculaire (*y*), partant de *la face antérieure de l'apophyse phragmatique* (*ph* - fig. 11, 12 et 38), rejoint les stipes du gnathochilarium. D'autre part, F. Silvestri a signalé, chez *Plusioporus salvadori* un muscle reliant la face antérieure de l'apophyse en question et l'infrabasilaire, pièce postérieure du gnathochilarium, muscle que nous avons retrouvé chez de nombreuses espèces. Un second muscle part de cette même pièce et rejoint un ligament sous-pharyngé (4).

La musculature du collum est d'ailleurs innervée par un ganglion, propre à cet anneau, et ne peut donc être confondue avec celles des pièces maxillaires.

H. Fechter (1961) à l'occasion d'un travail sur l'anatomie fonctionnelle de la tête de *Cylindroiulus teutonicus*, étudie la musculature du collum. Nous ne voulons pas reprendre en détail le mémoire dont les résultats concordent généralement avec les nôtres au point de vue topographique.

Toutefois, signalons que le faisceau trachéo-dorsal vertical (*t.d.g*) de la gula n'a pas été retrouvé par H. Fechter. Quant aux conclusions, nous nous permettrons de revenir sur des points de détail qui ont leur importance et pour lesquels nous ne sommes pas tout à fait d'accord.

Tout d'abord, la musculature de la gula ne peut être qualifiée de coxale complète et les muscles chiasmatiques dont il a déjà été question ne peuvent le démontrer.

---

(1) Nous avons remarqué, en outre, des muscles puissants (*y*) rejoignant la base des stipes et prenant naissance à la face antérieure des apophyses phragmatiques.

(2) Si l'on ne reconnaît pas le muscle *tda* comme un trachéo-dorsal antérieur, les chiasmatiques peuvent être assimilés aux *tc* des autres anneaux thoraciques mais l'hypothèse serait discutable en faisant intervenir les faisceaux *t.ce* et *s.o.*

(3) L'innervation, en tout cas, prouve bien que tous ces muscles sont collaires, comme en témoignent les figures de H. Fechter (1961).

(4) H. Fechter retrouve également un muscle semblable chez *Cylindroiulus teutonicus* (Poc.), mais il est supporté par son prébasilaire. Des nomenclatures différentes désignent probablement les mêmes pièces.

Source : MNHN, Paris

Dans un autre ordre d'idées, nous admettons, comme il a été dit page 42, que les deux paires de muscles intersegmentaires ont la même origine, mais on ne peut dire que les muscles correspondant aux m. 29 (chiasmatiques) de H. FECHTER ne sont plus croisés dans le tronc des Iulomorphes. Ce sont les muscles chiasmatiques qui disparaissent et les parallèles qui subsistent, comme c'est le cas chez les Spirobolides et les Spirostreptides par exemple. Les *m.* 30 sont des longitudinaux ventraux.

Enfin, H. FECHTER est partisan de la nature simple du collum hypothèse que nous ne pouvons admettre; il suppose que les faisceaux gula-phragma collaire (*g.c*) et trachéo-dorsaux (*t d.g'* et *t d.g"*) sont homologues aux rétracteurs (dédoublés) et protracteurs (dédoublés) des segments typiques qui ont modifié leurs attaches sur la poche trachéenne par suite de la céphalisation, pour en prendre une plus favorable !

L'ensemble de nos documents montre que la gula appartient plutôt au métamère postérieur du double segment collaire, qu'au métamère antérieur, et qu'il ne subsiste plus que l'insertion d'un muscle dorso-ventral indiquant l'emplacement d'un fragment de trachéo-sternite probable du métamère antérieur. Encore cette insertion sur une apophyse qui semble phragmatique peut-elle avoir été déplacée et une partie du sternite correspondant soudée à la gula (partie intégrante de la gula) par suite des remaniements dus à la céphalisation. Nous croyons, qu'à l'instar de la tête, le double segment collaire a été profondément modifié et qu'il serait vain de vouloir pousser plus avant les homologies.

D. — CONCLUSIONS

Le thorax des Chilognathes se compose de quatre diplosegments, les premiers du corps, avec chacun, hormis le collum, une paire d'appendices ambulatoires. La seconde paire d'appendices de chaque diplosegment est représentée par des sclérites qui sont les vestiges de trachéo-sternites postérieurs. Le collum apparent est un diplosegment incomplet en ce sens qu'une portion du métamère antérieur est annexée par la tête et se présente sous forme d'un territoire étroit comportant le phragma collaire. Ses deux paires d'appendices sont vestigiales. La première est représentée par une paire de muscles dorso-ventraux prenant appui sur des apophyses sterno-phragmatiques. La seconde paire est la gula à laquelle des éléments antérieurs se trouvent probablement fusionnés.

Le quatrième diplosegment thoracique est particulier du fait qu'il porte chez les ♀ de Chordeumides une large plaque sclérifiée correspondant aux deux paires d'appendices. Dans ce groupe il existe un décalage dans les paires de pattes des ♂ et des ♀, la 4e paire du ♂ équivaut à la 3e de la ♀. Chez d'autres groupes, le quatrième anneau porte une paire de pattes. Les vestiges appendiculaires externes sont nuls, seul subsiste un muscle trachéo-dorsal postérieur.

Les quatre anneaux thoraciques montrent des particularités morphologiques frappantes. Tout d'abord ce sont les seuls qui ne possèdent pas leurs deux paires d'appendices complets, les membres postérieurs de chacun étant vestigiaux. En outre, la musculature appendiculaire est spéciale, unique chez tous les groupes. Les appendices conservent des faisceaux musculaires qui ont disparu dans l'abdomen ou sont présents tout le long du corps chez les autres groupes : sterno-dorsaux, trachéo-coxaux chiasmatiques par exemple. Les muscles trachéo-dorsaux sont beaucoup plus complexes dans le thorax que dans l'abdomen, par suite de l'adjonction de faisceaux trachéo-dorsaux postérieurs aux trachéo-dorsaux antérieurs, adjonction qui n'existe jamais dans les anneaux abdominaux. La musculature appendiculaire des diplosegments thoraciques est la plus complexe de tous les anneaux du corps.

Ce sont ces caractères, vestiges appendiculaires et musculature spéciale, qui ont permis de définir quatre anneaux thoraciques, et non trois comme il était très généralement admis.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

LES ORGANES GÉNITAUX EXTERNES

(pénis et vulves)

Leurs origines et leur importance dans l'interprétation de la segmentation thoracique

Les organes génitaux se situent en arrière de la 2e paire de pattes et sont dénommés pénis et vulves. Bien que des représentants de chaque sous-ordre aient été étudiés, il ne sera fait état que des résultats les plus remarquables afin de ne pas allonger le texte exagérément.

A. — LES VULVES

Les vulves sont constituées par des sclérifications entourant les orifices génitaux. Elles se trouvent tantôt accolées à la face caudale de la hanche, tantôt isolées dans une chambre plus ou moins profonde, vestibule et sacs vulvaires.

Le premier cas se rencontre chez les Pentazonia et l'organe se compose de trois pièces en triangle. Chez les Colobognathes, les vulves se détachent nettement des hanches des *P.* 2 et se logent dans une large cavité. Chez les autres Diplopodes Chilognathes, cette vulve est abritée, soit dans un large vestibule vulvaire (fig. 42) mais demeure visible entre les pattes (Craspedosomides, Chordeumides, Polydesmides), soit au fond d'une invagination (*sv.u*) (sac vulvaire) parfois très profonde (*Callipus*) débouchant latéralement dans le vestibule (fig. 49).

La vulve (fig. 42, 43, 44, 45) est constituée de deux parties principales, la bourse et l'opercule (o). La bourse est cuirassée par deux sclérifications latérales, les valves (*va*) correspondant aux pièces inférieures des Pentazonia, laissant entre elles une bande de chitine souple et translucide, le cimier (*ci*). Le centre de ce cimier est occupé par un épaississement délimitant une fente longitudinale (gouttière apodématique) (*ga*) à laquelle correspond une invagination (*d*), servant d'assise à des muscles et équivalant à un réceptacle séminal. A la base de la bourse se place une troisième sclérification, le gorgerin (*go*) (fig. 42-43) qui fait souvent défaut mais, fréquemment, prend des proportions considérables (Iuloidea) (fig. 43, 44, 45) telles que la pièce devient la plus importante de l'organe. L'orifice de l'oviducte est renforcé, latéralement, par des bourrelets chitineux en baguette, comparables à l'armature métallique d'un porte-monnaie, supportant une pièce impaire ou opercule (*o*) dont le rôle est de fermer l'orifice génital.

Cette vulve se présente sous des formes très diverses suivant les groupes, allongée (Polydesmoidea) (fig. 42), subsphérique (Chordeumoidea, Craspedosomoidea), etc.

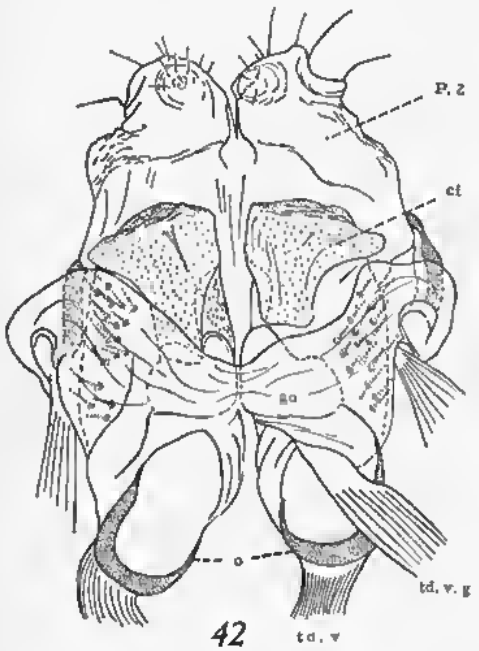
Les structures vulvaires sont connues depuis 1841 (NEWPORT) mais elles ont donné lieu à des discussions qu'il est hors de propos de développer ici.

1. — *IMPORTANCE DES VULVES DANS L'INTERPRÉTATION DU THORAX.*

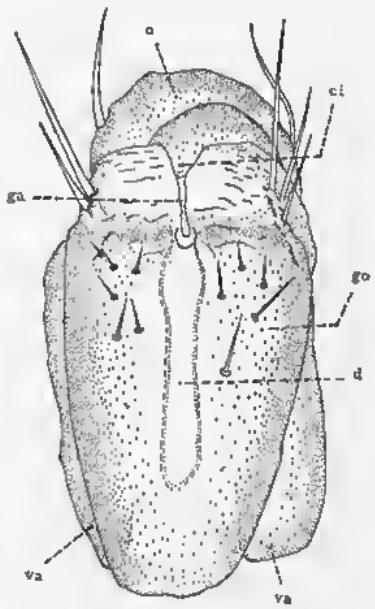
Si, actuellement, les auteurs sont d'accord sur les constituants de ces organes, il n'en est pas de même quant à leur interprétation. Dès 1909 K. W. VERHOEFF se préoccupa de démontrer que les organes génitaux externes de la ♀ sont des membres transformés et il les nomma cyphopodes. Ces recherches sont en rapport avec la conception du thorax des Diplopodes par l'auteur. Une terminologie particulière est créée pour désigner les différentes pièces vulvaires, les vésicules et tubes chitineux étant interprétés comme des glandes coxales. Au début de

Source : MNHN, Paris

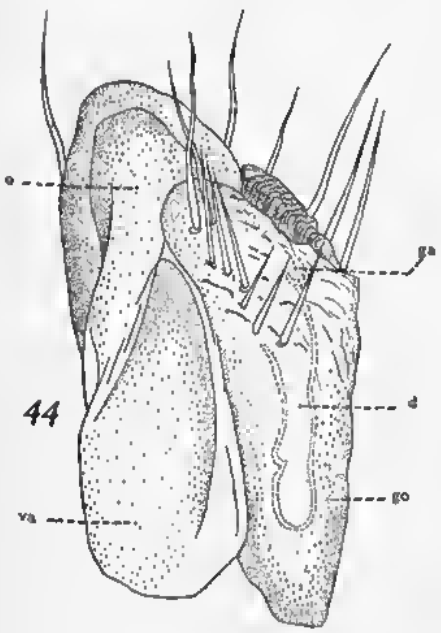
ses travaux K. W. VERHOEFF abandonne d'une année à l'autre un terme pour en proposer un autre; et il n'est pas dans nos intentions de suivre le cheminement de la pensée de l'auteur. Seul sera pris en considération le dernier ouvrage de K. W. VERHOEFF paru dans le *Bronn's Tierreichs* comme concrétisant définitivement ses idées et sa terminologie. L'opercule est un cyphotélopodite ou télo-



42



43



44

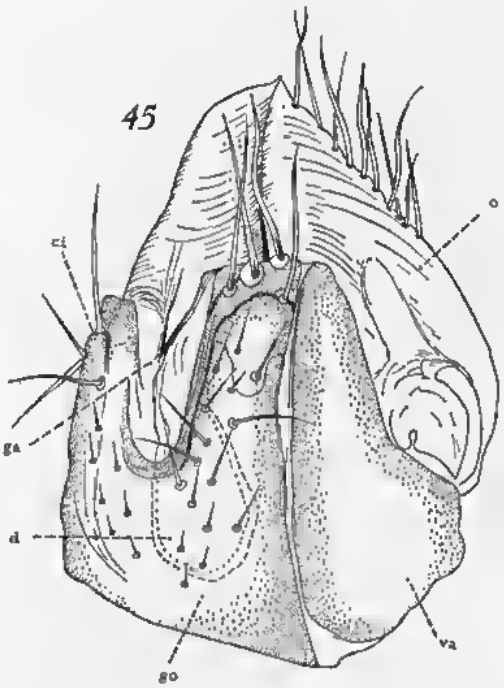


FIG. 42. — 2e paire de pattes et vulves de *Polydesmus angustus* Latz. Abréviations, page 185.
FIG. 43. — Vulve de *Haplopodotutus spathifer* Brôl. vue de face. Abréviations, page 185.
FIG. 44. — Vulve de *Haplopodotutus spathifer* Brôl. vue de profil. Abréviations, page 185.
FIG. 45. — Vulve de *Schizophyllum rutilans* C. K. 3/4 de face. Abréviations, page 185.

Source : MNHN, Paris

podite après avoir été interprété comme une moitié de sternite; la bourse est nommée cyphocoxit ou coxite après avoir été considérée comme un cyphopodit; le gorgerin est homologué à une moitié de sternite; entre les vulves et la 3e paire de pattes, des Chordeumides, il y aurait un cyphopodensternit qui correspond, en fait, au platosternite que nous connaissons.

Telle n'est pas l'opinion de H. W. Brölemann et de J. L. Lichstenstein. Les vulves seraient des « parties sclérifiées qui paraissent à la surface en arrière des pattes de la 2e paire » (Brölemann, 1935, p. 153). « Ce ne sont que les pièces de l'armature qui entoure l'orifice de l'oviducte » (Brölemann, 1920) et « il n'y a rien de surprenant à voir des organes saillants dériver d'une invagination » (Brölemann, 1920, p. 154). Egalement « l'organe que chez les Diplopodes on désigne sous le nom de vulve est constitué par les différenciations tégumentaires entourant les orifices génitaux de la ♀ » (Brölemann et Lichstenstein, 1919) ou, à propos des Sphaerothériens « ces trois pièces, qu'on ne pourrait assimiler qu'à des sclérifications periovlductales, représentent ce que, dans les groupes plus différenciés, on nomme vulve » (Brölemann, 1935, p. 50).

Se basant sur le fait que chez de nombreuses espèces les conduits sexuels perforent les hanches de la deuxième paire de pattes (1), que leurs orifices correspondent à l'emplacement de ceux des sacs coxaux des autres appendices et que ces sacs coxaux ont un rôle excréteur, H. W. Brölemann et J. L. Lichstenstein émettent l'hypothèse que vulves et Invaginations vulvaires (sacs) correspondent aux sacs coxaux de la *P.* 2. H. W. Brölemann considère tout d'abord que les vulves dissimulées au fond du sac sont les plus primitives et que les externes, superficielles, dérivent des premières. En 1919, H. W. Brölemann et J. L. Lichstenstein émettent un avis diamétralement opposé en admettant, au contraire, que les organes superficiels sont les plus primitifs.

Quelle est, d'après K. W. Verhoeff la posltion des vulves dans le diplosegment et, surtout, comment envisage-t-il le cas chez les Spirobolides où nous avons démontré qu'existait un mouvement de translation des appendices vers l'avant ?

Ce mouvement est nié par K. W. Verhoeff qui admet qu'une paire de pattes disparaît au dlplosomite, alors que le second garde ses appendices originels. Le IVe anneau étant toujours pourvu d'une seule paire de pattes, les vulves ou cyphopodes représentent *les appendices antérieurs du IIIe diplosomite* chez les Spiroboles. Se basant toujours et uniquement sur la position apparente des pattes 1 et 2 qui sont situées un peu plus en avant chez les autres Diplopodes que chez les Spiroboles, K. W. Verhoeff considère le IIe anneau comme muni d'une seule paire d'appendlces antérieurs (1re visible), la seconde paire ayant disparu. Le IIIe anneau présente également une seule paire de pattes antérieures (2e visible) et les cyphopodes, appendices postérieurs. Le IVe anneau se présente avec un platosternite et une paire d'appendices (3e vislble) et, enfin, le Ve anneau avec les 4e et 5e paires de pattes vlsibles. Toutefois, les Spirostreptides sont considérés à part, la 3e paire de pattes visible (IIIe anneau) remplace le platosternite, alors que les appendices correspondant à la 3e paire de pattes ambulatoires des autres Diplopodes disparaissent.

Les hypothèses de K. W. Verhoeff sont uniquement basées sur *la position apparente des appendices ambulatoires* et mènent à des bouleversements considérables dans les différents groupes. Les cyphopodes, appendices transformés, changent de position des Spirobolides aux autres Diplopodes, tout en restant dans le même diplosegment. D'antérieurs chez les uns ils deviennent postérieurs chez les autres. Les orifices génitaux, d'après K. W. Verhoeff, *changent donc de métamères*. De plus, dans le IVe anneau, il y a inversion de la position de la 3e paire de pattes ambulatoires chez les deux groupes de Diplopodes, par disparition ou conservation tantôt de l'une, tantôt de l'autre paire d'appendices du diplosegment.

La conception du thorax proposée par l'auteur est très complexe et, s'il n'accepte pas la thèse simple de F. Silvestri, il en soutient une nouvelle en introduisant des bouleversements plus considérables et encore moins acceptables

(1) Nous verrons, plus loin, qu'à notre point de vue ceci n'est qu'apparent. En réalité, il s'agit d'une fusion du pénis avec la P. 2 comme le prouve l'étude de la musculature.

Source : MNHN, Paris

que ceux qu'il rejette. A notre tour, nous pouvons écrire que ses conceptions sont purement hypothétiques, car elles ne reposent sur aucune base morphologique.

Le tableau ci-dessous résume l'opinion de K. W. VERHOEFF.

	Collum	II	III	IV	V
Disposition originelle	-	x x	x x	x x	x x
Spirobolides	-	x x	Cyp. x	x	x
Spirostreptides	-	x (x)	x Cyp.	x -	x x
Autres Diplopodes	-	x (x)	x Cyp.	Plato. (x) x	x x

Pour bien comprendre ce qui se passe au niveau des organes génitaux en particulier et du thorax en général, il est indispensable de connaître l'anatomie de cette région. Ce n'est pas en étudiant la répartition apparente des appendices et en les redistribuant au gré des conceptions des auteurs que la nature des anneaux thoraciques ou l'origine des organes génitaux seront éclaircies.

C'est dans le cadre de nos recherches sur les segments thoraciques que la musculature des vulves et du pénis a été étudiée. Pour la compréhension des segments thoraciques il nous fallait savoir si vulves ou pénis étaient de nature appendiculaire, sternale ou de simples différenciations périoviductales, et si les sclérites intercalaires de la *P.* 2 présents chez le ♂, apparemment absents chez la ♀, ne se présenteraient pas sous une autre forme.

2. — *MUSCULATURE ET SES RAPPORTS AVEC LA 2e PAIRE DE PATTES.*

a) Callipoidea.

Deuxième paire de pattes.

La deuxième paire de pattes est très réduite, à tel point qu'en 1819 P. SAVI (*Opus. Sci. Bologna*) mentionnait son absence chez la ♀. En 1930. H. W. BRÖLEMANN retrouva cette paire de pattes sous forme de vestiges (fig. 46-47) et émit l'hypothèse que seule la coxa subsistait, le télopodite ayant *complètement disparu.* Telle n'est pas l'opinion de K. W. VERHOEFF qui, en 1910 (*Nova Acta*), vit un vestige de télopodite dans un petit nodule (*n*) surmontant l'arête interne de la patte. Pour H. W. BRÖLEMANN il s'agit plutôt d'un sac coxal.

La paire de pattes 2 se présente sous forme d'une pièce de grande surface, plus longue que large, dont l'arête distale est variable suivant les espèces (fig. 46-47). On reconnaît généralement deux saillies, une externe et une interne, dont l'une est parfois plus élevée que l'autre. La saillie interne est surmontée d'un nodule pileux (*n*) plus ou moins visible suivant les espèces et les individus. A la base de cette pièce, face rostrale, on reconnaît une plaque arrondie externe dont la portion externe s'étend, latéralement, et se recourbe vers l'arrière, enveloppant ainsi le côté latéral externe du sac vulvaire. Face caudale, plongeant dans le sac vulvaire, se place un sclérite (*sc*) très volumineux (fig. 46), subarrondi, disposé latéralement et articulé sur le vestige appendiculaire. Malgré son volume, ce sclérite a échappé, jusqu'ici, aux auteurs; il prend ici une valeur certaine pour étayer les homologies tirées de la musculature de cette patte. Pour terminer, ajoutons qu'une paire de poches trachéennes (*ptr*), larges et fortement sclérifiées, se situent à la base des vestiges appendiculaires, et qu'un minuscule empâtement de la membrane, assimilé par les auteurs à un sternite (*s*), se trouve encastré entre les deux masses appendiculaires. Près du bord latéral externe, on remarque une invagination de chitine (*st*) correspondant à une trace stigmatique possible identique à celle découverte dans les pattes copulatrices (fig. 73).

La musculature des vestiges de la deuxième paire de pattes est très simple (fig. 48-49). On reconnaît deux puissants faisceaux (*trc, trc'*) partant ds la poche

Source : MNHN, Paris

trachéenne et aboutissant chacun à la base des deux saillies du membre. Un troisième muscle, tout aussi volumineux et puissant (*ts*), s'insère sur presque toute la surface du sclérite caudal (*sc*). Du sclérite de la face rostrale, à la base

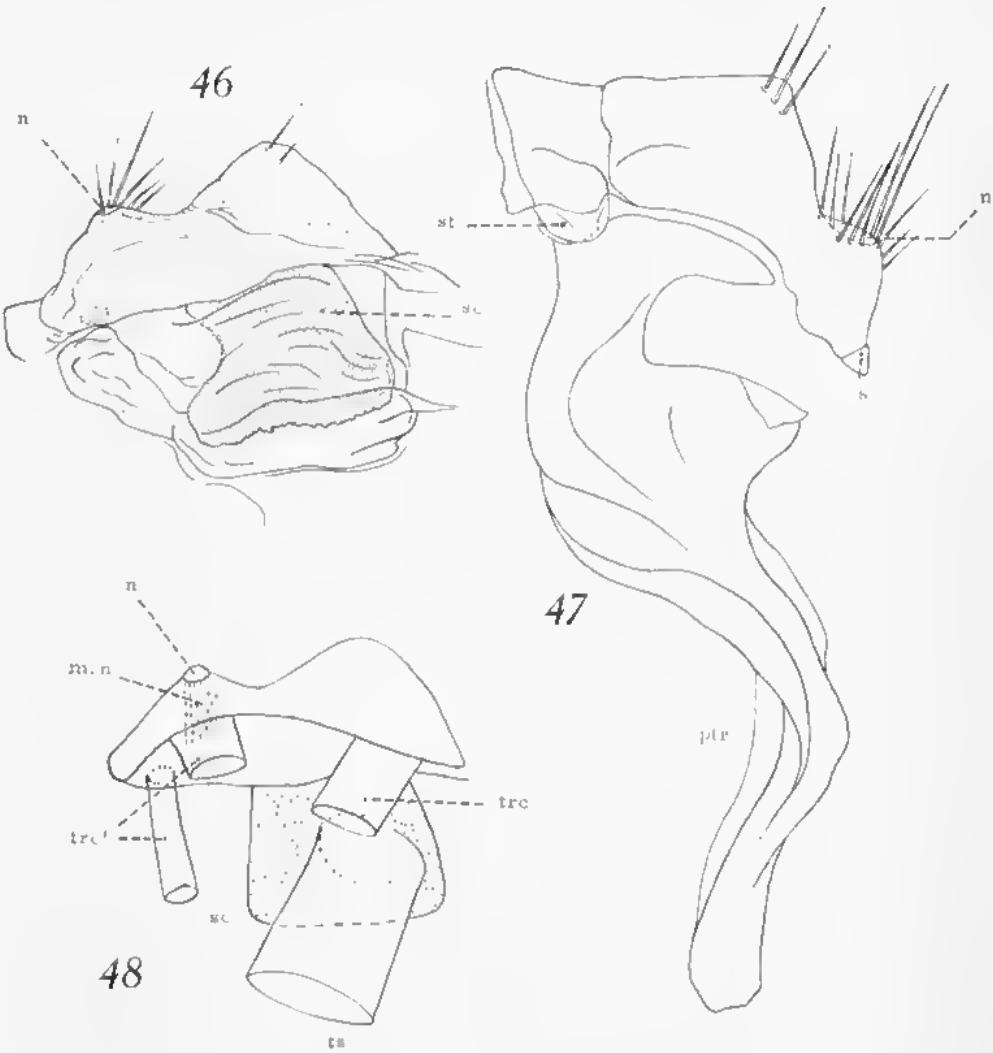


FIG. 46. — Partie droite de la P. 2 de *Callipus foetidissimus* Savi, ♀ montrant le sclérite (*sc*). face postérieure.

FIG. 47. — Partie droite de la *P.* 2 de *Callipus foetidissimus* Savi ♀ avec sa volumineuse poche trachéenne. Abréviations, page 185.

FIG. 48. — Musculature schématique de la base coxale de la *P.* 2 de la ♀ de *Callipus foetidissimus* Savi. Abréviations, page 185.

de la patte, partent deux muscles dont les points d'insertion sont différents. L'un (*sd*^{2}) se rend à la partie dorsale du diplosegment II et le second (*sv*) à l'ouverture ventrale de ce même anneau. Il s'agit d'un sterno-dorsal et d'un sterno-ventral.

Que conclure de cette musculature ? Tout d'abord et en homologie avec les muscles identiques des autres Diplopodes, les faisceaux dorso-ventraux assimilent incontestablement la sclérification rostrale à un sternite (muscle sterno-dorsal et muscle sterno-ventral) et non, comme l'avait suggéré K. W. VERHOEFF, à une portion de coxite. Il ne s'agit pas, non plus, comme l'écrivait H. W. BRÖLEMANN en 1930 (page 245), d'un « empâtement surajouté ». Le sternite de la 2^e paire de pattes, chez la ♀ de *Callipus*, est donc divisé en trois parties et ce que l'on nommait sternite auparavant n'est, en réalité, qu'un fragment de celui-ci. La partie principale de la paire de pattes est bien un coxite, comme le démontrent

Source : MNHN, Paris

les deux faisceaux coxaux *trc* et *trc'* partant de la poche trachéenne. Le sclérite caudal rappelle, par sa musculature (*ts*), les vestiges trachéo-sternaux (*sc*) rencontrés chez les autres Diplopodes ♂ et plus particulièrement chez les ♀ d'*Harpagophoridae* (fig. 50, 51, 52). Les sclérites *de Callipus* sont, sans aucun doute, homologues aux sclérites postérieurs des ♀ d'*Harpogophoridae* : comme eux, ils possèdent un faisceau issu de la poche trachéenne (*ts*) et se situent également à l'orifice du sac vulvaire. On note, néanmoins, chez *Callipus*, l'absence du muscle trachéo-dorsal se rendant au diplosegment IV.

Un autre point restait à éclaircir, relatif à la nature du petit nodule qui serait, suivant les auteurs, un vestige de télopodite (VERHOEFF) ou de sac coxal (BRÖLEMANN). Nous n'avons pu mettre en évidence l'existence d'un muscle, mais, à sa place, se trouve un faisceau fibreux (*m.n*) (fig. 48) réunissant la base de la poche trachéenne et le nodule (*n*). On pourrait voir là un muscle dégénéré, régressé, rétracteur d'un sac coxal.

Vulves et sac vulvaire.

Le sac vulvaire est particulièrement profond et s'étend, généralement, jusqu'au niveau du IV[e] anneau (fig. 49). En dehors de la musculature du sclérite déjà mentionnée, il existe un muscle (*td.s*) partant de l'orifice du sac vulvaire et

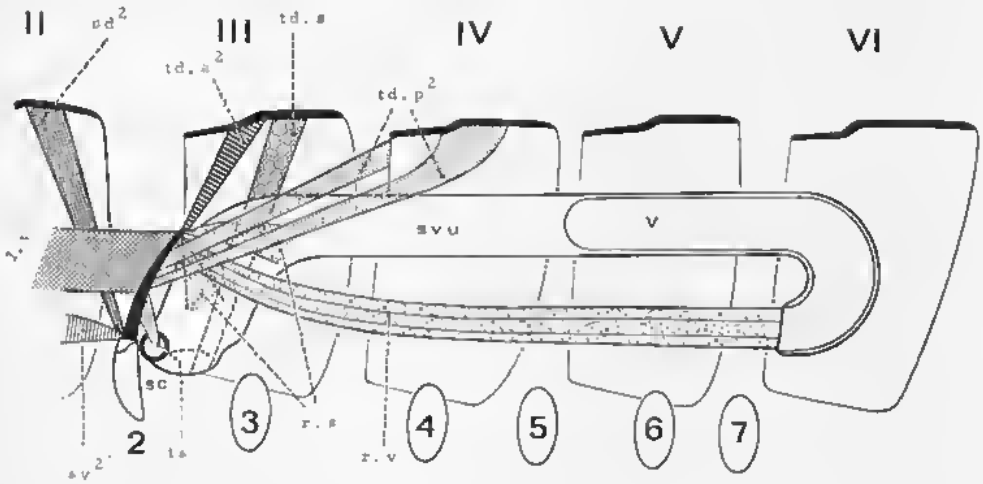


FIG. 49. — Musculature partielle schématique de la région génitale ♀ de *Callipus* (côté droit, anneaux désarticulés). Les muscles longitudinaux ventraux ont été supprimés à partir de *P.* 3 pour la clarté du dessin. Les poches trachéennes sont en noir. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices.

aboutissant au tergite du III[e] anneau. En outre, partant de l'extrémité de la poche trachéenne de *P.* 2, deux larges nappes (*r.s*) s'étalent sur le sac vulvaire au niveau du vestibule vulvaire. Enfin, trois muscles puissants (*r.v*), confondus en une seule masse, partent de cette poche trachéenne et s'attachent à la base de la vulve (un faisceau pour chaque valve, et un troisième pour l'opercule). Ce muscle, très long, aussi long que le sac vulvaire, est le rétracteur du sac. Celui-ci peut être rétroversé pour faire jaillir les vulves à l'extérieur (fig. 70).

b) **Chordeumoidea.**

Chez *Chordeuma silvestre*, il existe un muscle trachéo-ventral aboutissant au diplosegment III et, en outre, un muscle sterno-latéral (*sv.l.v*) (fig. 7) identique à ceux caractérisant les paires de pattes postérieures.

c) **Spirostreptoidea.**

Harpagophoridae.

Chez cette famille, et à un degré moins élevé chez les Spirostreptidae et Odontopygidae, l'orifice du sac vulvaire forme une volumineuse saillie en bourre-

Source : MNHN, Paris

let (*b*) (fig. 50 à 54) entourée sur sa face postérieure d'une duplicature en parement (*du*) plus particulièrement robuste. La face antérieure présente une ou plusieurs sclérifications (*sc*) sur la chitine qui fait suite à la duplicature (*Thyropisthus cuisinieri carli, Th. resimus*) (fig. 50, 51-52). Les sclérifications de la

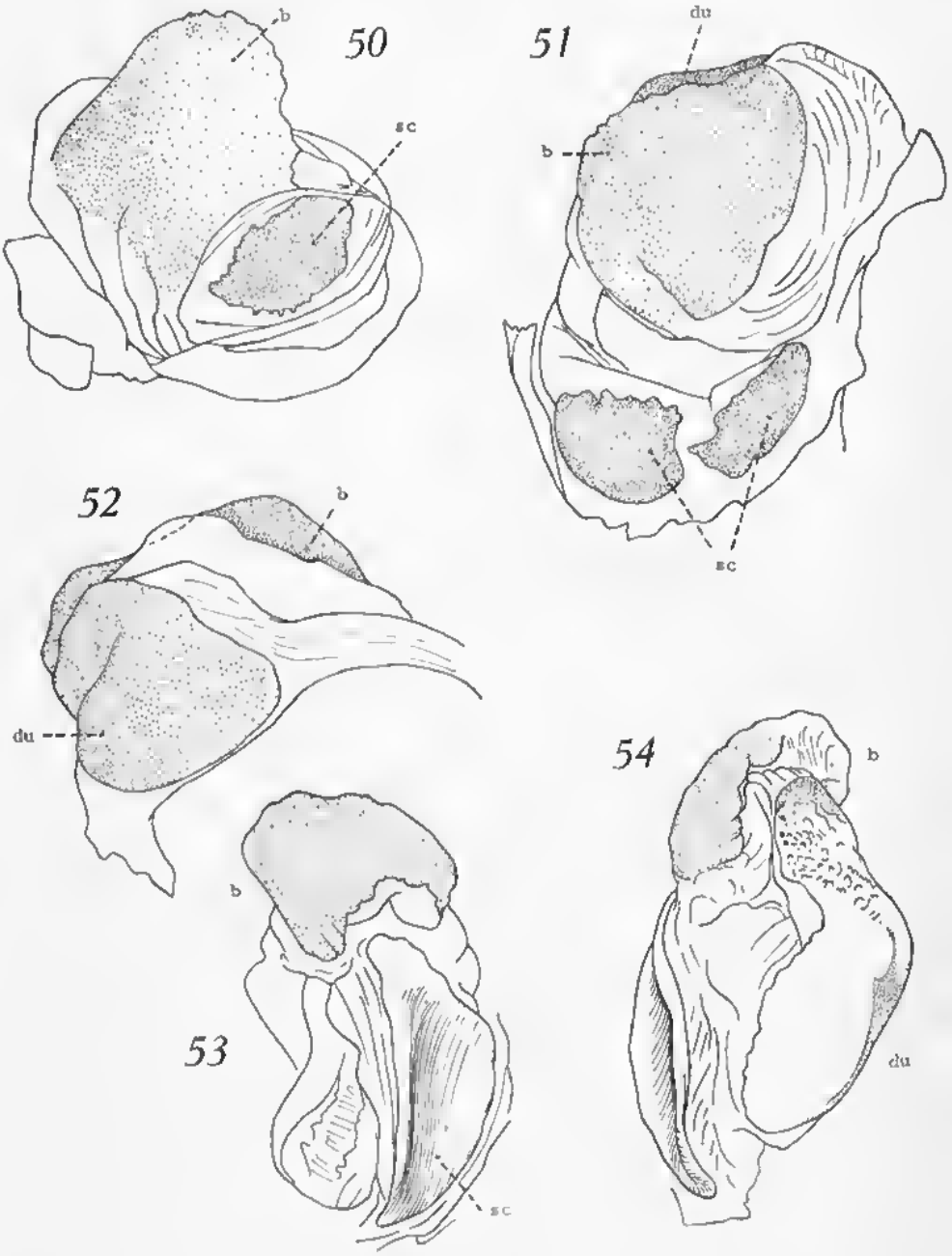


Fig. 50. — Sclérification de l'orifice du sac vulvaire de *Thyropisthus cuisinieri carli* (Att.).

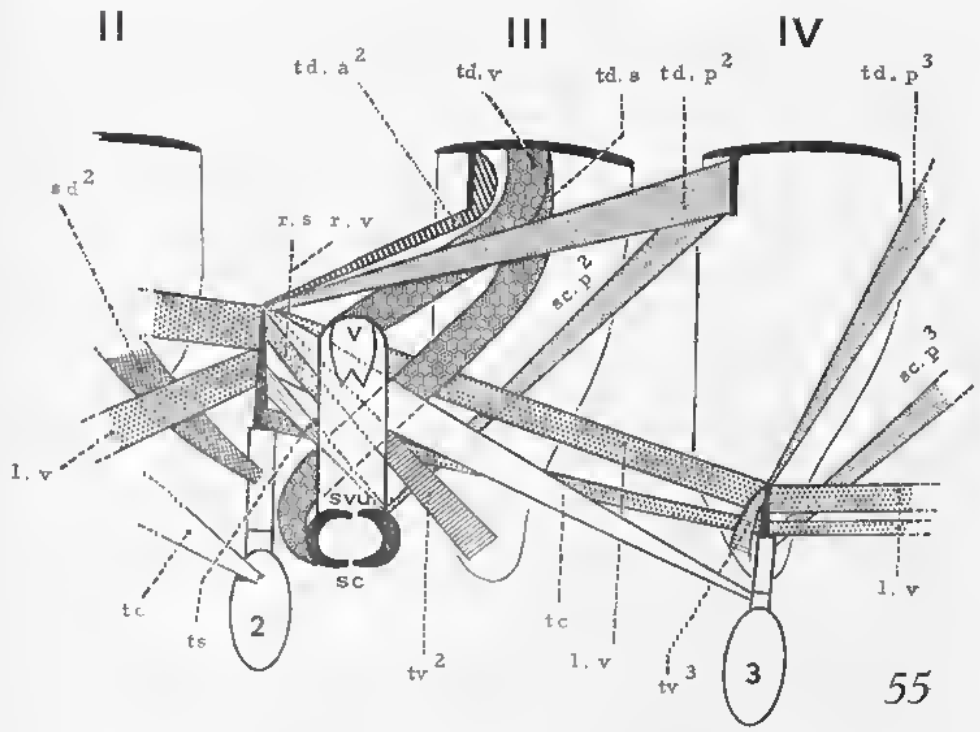
Fig. 51. — Sclérification de l'orifice du sac vulvaire chez *Thyrophisthus resimus* (Att.), face antérieure, *sc* sclérification; *b* bourrelet de la duplicature.

Fig. 52. — Sclérification de l'orifice du sac vulvaire de *Thyropisthus resimus* (Att.), face postérieure.

Fig. 53. — Sclérification de l'orifice du sac vulvaire de *Thyropisthus bouringi* (Poc.), face antérieure.

Fig. 54. — Sclérification de l'orifice du sac vulvaire de *Thyropisthus bouringi* (Poc.), face postérieure.

Source : MNHN, Paris



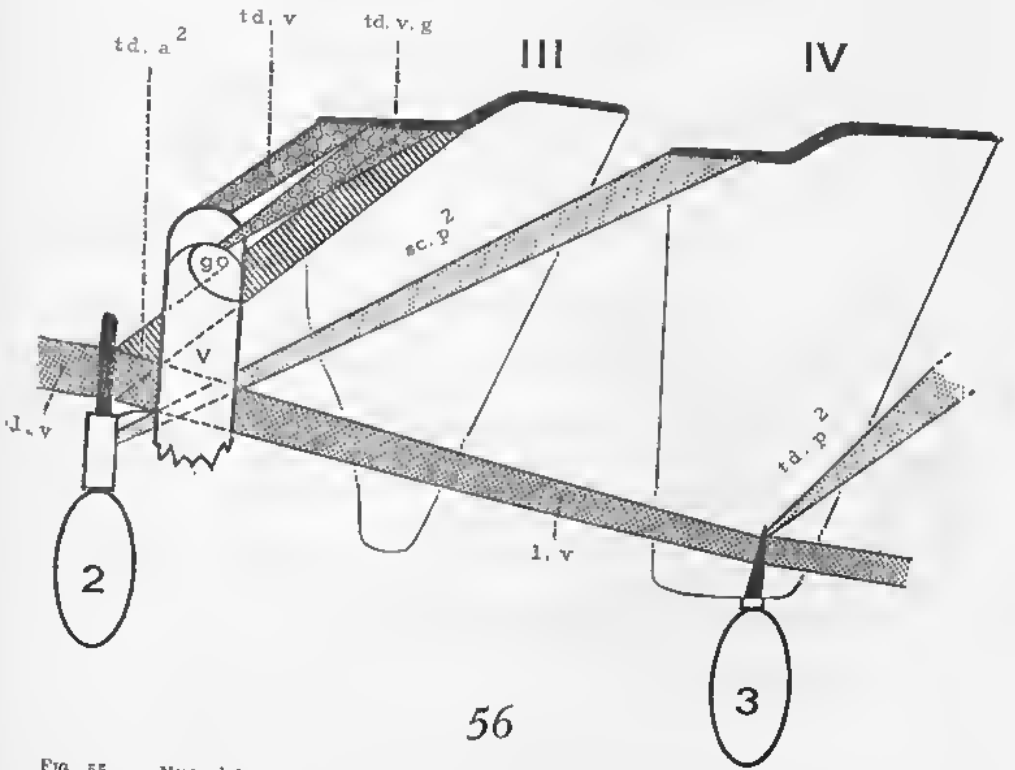


FIG. 55. — Musculature partielle schématique (côté droit, anneaux désarticulés) de la région génitale ♀ d'un Harpagophoridae. Les muscles longitudinaux ventraux (*l.v*) sont rejetés au second plan pour dégager le *tv*. Les sclérites de l'orifice du sac vulvaire sont indiqués en noir, de même que les poches trachéennes. Seules sont figurées les coxae des pattes. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices.

FIG. 56. — Musculature partielle schématique (côté droit, anneaux désarticulés) de la région génitale d'un *Polydesmus*. Les poches trachéennes sont indiquées en noir ; seules les coxae sont figurées. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices.

Source : MNHN, Paris

base de la saillie sont la continuation de la duplicature postérieure. Chez certaines espèces comme *Thyropisthus bouringi* (fig. 53, 54), la sclérification est particulièrement développée et située à la partie inférieure de la saillie, enveloppant presque complètement le sac vulvaire. Duplicature et bourrelet ont pour rôle la fermeture de l'orifice, le second se rabattant sur le premier.

La musculature de cette région (fig. 55) est sensiblement identique à celle des Callipoidea. Les paires de pattes 2 et 3 montrent des faisceaux trachéo-dorsaux semblables à ceux de la coupe longitudinale de Spirostreptides (fig. 12). La duplicature postérieure sert d'attache à un muscle dorso-ventral se rendant au phragma du diplosegment IV (*sc.p*^{2}) et à un muscle trachéo-sclérital (*ts*) identique à celui de la première paire de pattes. Les sclérites antérieurs (*sc*) et la duplicature, sur la presque totalité de leur surface, servent d'assise à un muscle très puissant (*td.s*) aboutissant à la partie dorsale du diplosegment III. Confondu avec ce muscle, un troisième faisceau (*td.v*) enveloppe la base de la vulve (valves et opercule) et déborde sur le sac vulvaire. Il est très difficile d'identifier ici les faisceaux destinés aux diverses parties de l'organe, mais en se basant sur les autres Diplopodes, comme les Polydesmides, par exemple, il semble qu'on puisse attribuer un faisceau à chaque valve, un faisceau à l'opercule et un ou plusieurs au sac vulvaire. Le point d'insertion final est toujours le même pour tous, c'est-à-dire la portion dorsale du diplosegment III. Quelques fibres relient la poche trachéenne de la 2e paire de pattes aux parois du sac (*r.s, r.v*).

d) **Polydesmoidea.**

Les musculatures sont différentes chez *Polydesmus* et *Oxydesmus*, probablement parce que, chez les premiers, la vulve est externe et le sac vulvaire remarquablement réduit, et, chez les seconds, l'organe est entièrement dissimulé au fond d'un sac vulvaire relativement profond.

Polydesmus.

Chez *Polydesmus* (fig. 56) la musculature de la région est très simplifiée. La *P.* 2 présente un trachéo-dorsal antérieur (*td.a*^{2}) et à la base du sternite, au niveau du vestige appendiculaire, un trachéo-dorsal postérieur (*sc.p*^{2}) rejoignant

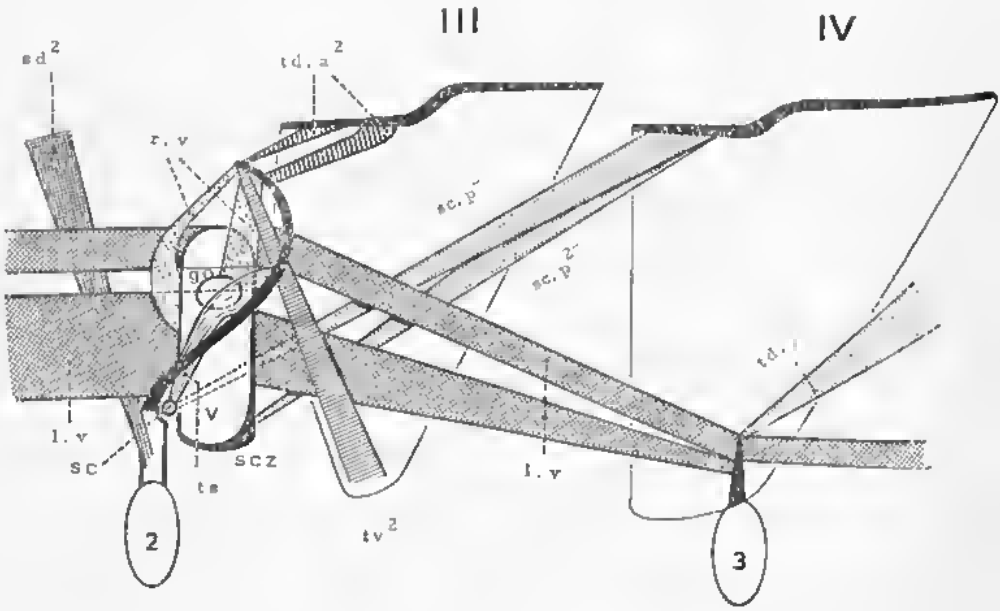


FIG. 57. — Musculature partielle schématique (côté droit, anneaux désarticulés) de la région génitale ♀ d'un *Oxydesmus*. Les muscles longitudinaux ventraux (*l.v*) sont rejetés au second plan pour dégager le *tv*. Les poches trachéennes sont figurées en noir. Seules les coxae sont représentées. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices.

Source : MNHN, Paris

le diplosegment IV. La base de la vulve supporte des faisceaux musculaires, l'un partant du gorgerin (*td.v.g*), l'autre des valves et de l'opercule (*td.v*) (fig. 42 et 56) et aboutissant au diplosegment III.

Oxydesmus.

Chez ce genre, nous retrouvons, en dehors de la musculature appendiculaire, l'ensemble des muscles déjà décrits chez les Harpagophoridae (fig. 55-57). Toutefois, à la base de la patte se rencontre un petit sclérite (*sc*) (fig. 58) sur lequel s'attachent deux muscles puissants : un trachéo-dorsal postérieur ($sc.p^2$) rejoignant le IV^e anneau et un trachéo-sclérital (*ts*). La face postérieure du sac vulvaire, près de l'orifice, présente une sclérification de grande dimension (*sc.z*) à proximité de laquelle vient s'attacher un muscle trachéo-dorsal postérieur ($sc.p^2$) d'ailleurs confondu, en une seule masse, avec le trachéo-dorsal du sclérite précédent. Partant de l'extrémité de la poche trachéenne deux larges masses musculaires (*r.v*) s'étalent à la base de la vulve (valves et opercule) débordant sur le sac vulvaire lui-même. Il n'y a pas, comme chez les Harpagophoridae, par exemple, de dorso-ventraux raccordés à l'orifice du sac ou à la vulve.

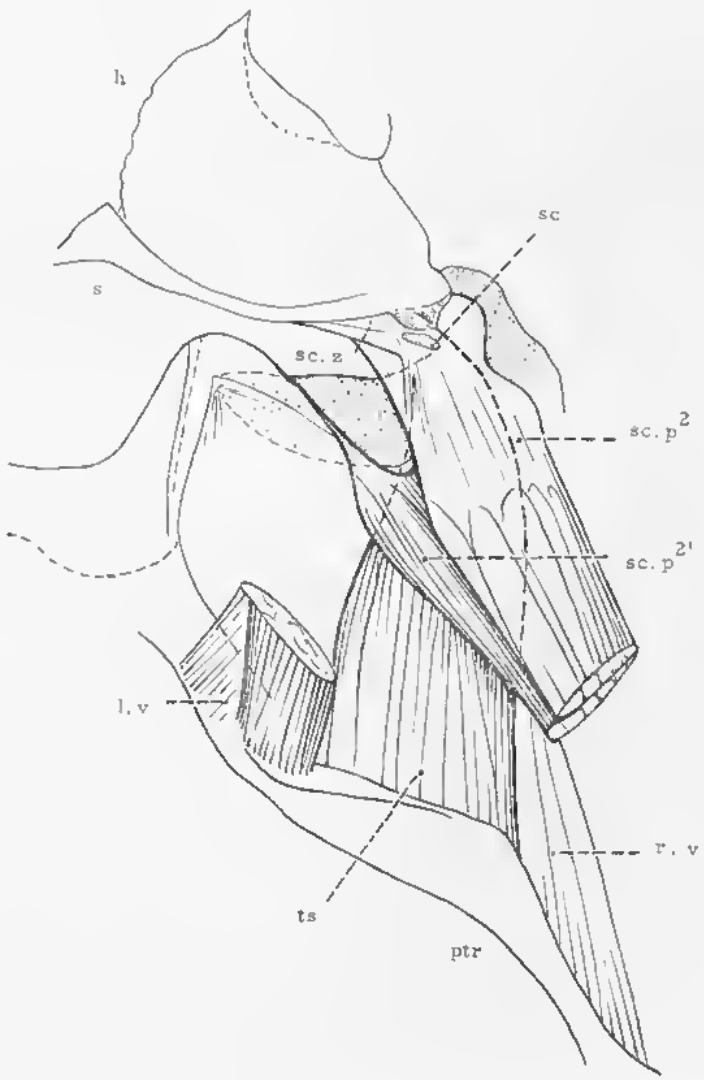


FIG. 58. — Base de la 2e paire de pattes de la ♀ d'un *Oxydesmus granulosus* (Pal.) avec la musculature de l'ouverture du sac vulvaire et de ses sclérites. Abréviations, page 185.

Source : MNHN, Paris

e) **Spiroboloidea.**

Comme chez le ♂ la musculature trachéo-ventrale est contenue dans le diplosegment II, de même que le muscle sterno-ventral de la vulve (*sv.v*) (1). Ce muscle ne semble exister que rarement : nous ne l'avons retrouvé jusqu'ici que chez les Chordeumides (III[e] anneau) et les Spirobolides (II[e] anneau). Ici aussi la musculature est proche de celles précédemment décrites; seuls quelques points d'attache musculaires sont déplacés (fig. 59). Par exemple, les muscles trachéo-dorsaux postérieurs (*sc.p*[2]), en deux couches, raccordés au IV[e] diplosegment, ont leurs points d'insertion à proximité de l'orifice du sac vulvaire, car il n'y a pas

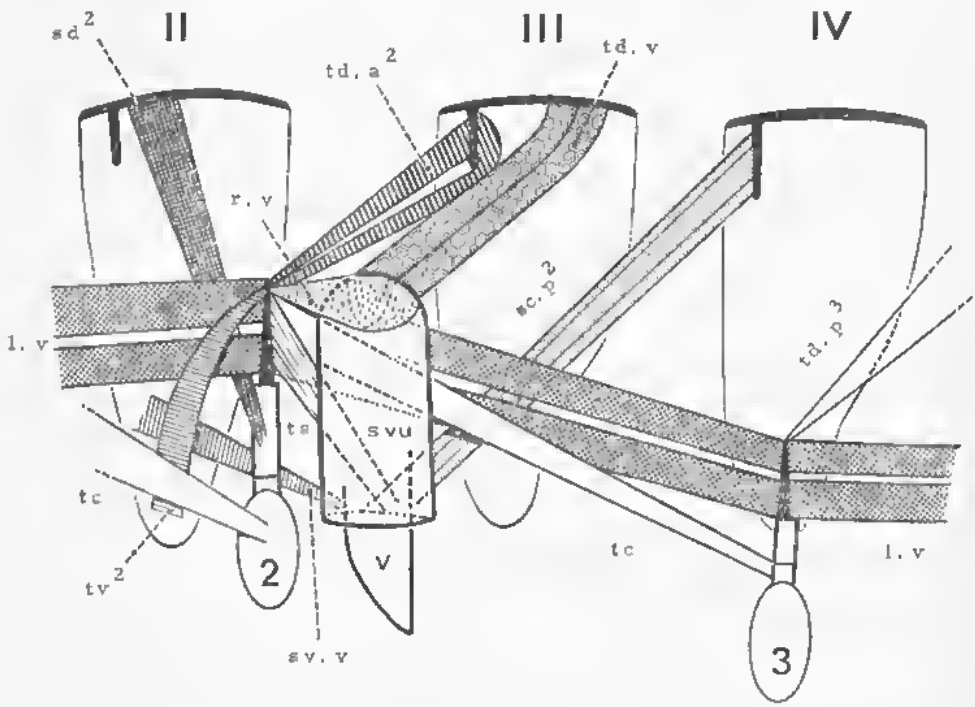


FIG. 59. — Musculature partielle schématique (côté droit, anneaux désarticulés) de la région génitale ♀ d'un *Spirobolus*. Les muscles longitudinaux ventraux *l.v* sont reportés au second plan pour dégager *tv*. Seules les coxae sont figurées; les poches trachéennes sont en noir. Abréviations, page 185. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : appendices.

de sclérification près du point de raccordement de la vulve avec le sac (fig. 60). Le muscle trachéo-sclérital (*ts*) rejoint le point d'insertion des dorso-ventraux (fig. 59-60) sur les replis du sac vulvaire. Du bord antérieur de l'orifice vulvaire part un muscle (*sv.v*) qui aboutit dans le milieu de la région pleurale du diplosegment II. Comme chez les autres groupes, une nappe musculaire (*r.v*) relie le fond du sac vulvaire à l'extrémité de la poche trachéenne (fig. 59 à 61). A la base des vulves (valves et opercule) s'insère un puissant muscle dorsal (*td.v*) qui peut, vraisemblablement, être décomposé en plusieurs faisceaux reliés à chaque partie de la vulve (valves et opercule). Ce muscle rejoint la portion dorsale du III[e] diplosegment.

f) **Iuloidea.**

Chez les Iuloidea il n'y a pas de sclérification à l'orifice du sac vulvaire (fig. 62). Comme précédemment, la musculature postérieure du diplosegment IV (*sc.p*[2]) s'insère directement sur le sac, près de son orifice, mais il ne semble pas

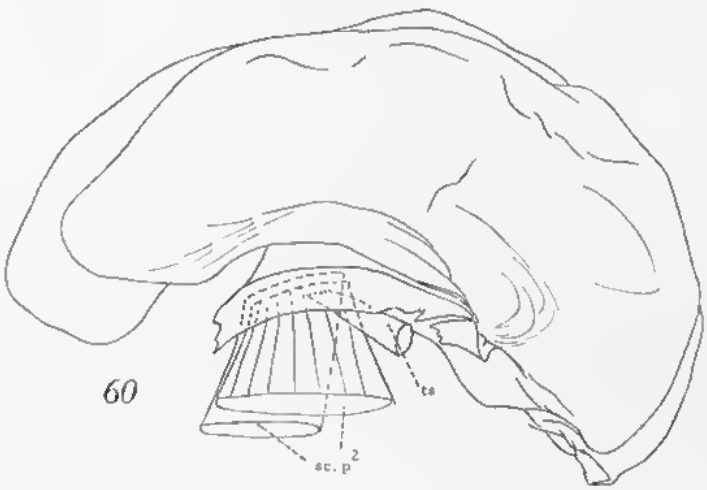
(1) Cette particularité est due au déplacement des appendices vers l'avant.

Source : MNHN, Paris

exister de faisceau trachéo-sclérital. Les muscles dorsaux du diplosegment III sont doubles et aboutissent au sac vulvaire (*td.s*). Un muscle spécial (*td.v*) part de la vulve (valves et opercule) et aboutit au bord antérieur latéral du diplosegment III. Les Iuloidea présentent un muscle vulvo-trachéen (*r.v*) faible.

⁂

La musculature de l'appareil vulvaire montre un plan que l'on retrouve généralement chez tous les groupes. Certains des muscles peuvent être simples ou multiples suivant la conformation du sac vulvaire, court ou profond, et sui-



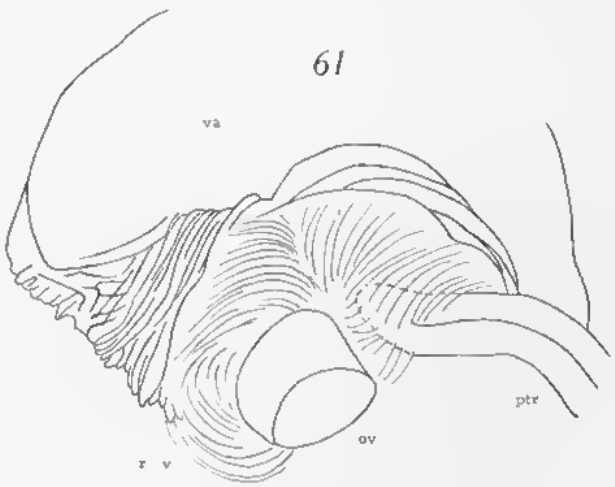


FIG. 60. — Vulve de *Pachybolus laminatus chevalliert* Brölemann, vue de profil.

FIG. 61. — Complexe musculaire de la base vulvaire chez *Pachybolus laminatus chevalliert* Brölemann.

vant que les sclérites existent ou non. Sur le sac peuvent s'insérer un ou plusieurs faisceaux (*td.s*), parfois confondus avec ceux de la vulve (*td.v*), et ne former qu'une seule masse. Le rétracteur du sac (*r.v*) est presque toujours présent mais le trachéo-sclérital (*ts*) peut faire défaut ou se multiplier.

Mais, quelles que soient les variations, on peut distinguer quatre muscles caractéristiques de la région vulvaire :

1° Un dorso-ventral (*sc.p*^{2}) du sac vulvaire ou du sclérite, lorsqu'il existe, au bord du diplosegment IV.

Source : MNHN, Paris

2° Un muscle allant de la vulve (*td.v*) ou du sac vulvaire (*td.s*) ou les deux ensemble (même origine) au milieu de la face dorsale du diplosegment III.

3° Un muscle (*ts*) de la poche trachéenne à l'ouverture du sac (ou au sclérite de cette ouverture).

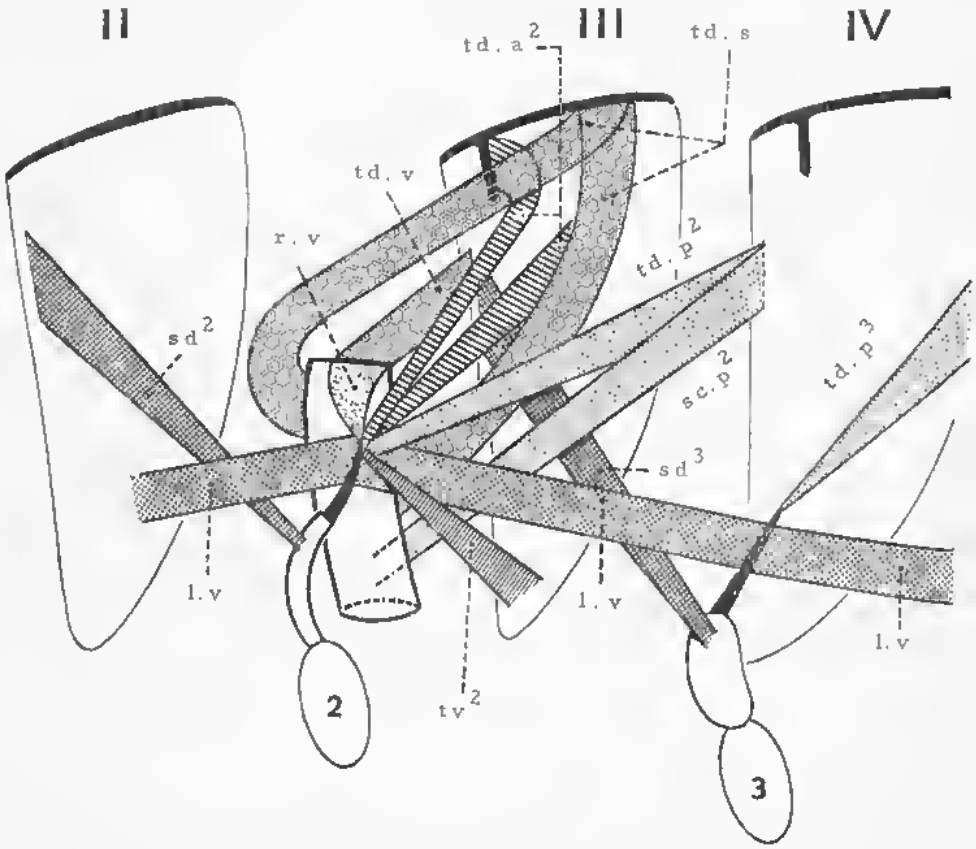


FIG. 62. — Musculature partielle schématique (côté droit, anneaux désarticulés) de la région génitale ♀ d'un Iulide. Les muscles longitudinaux ventraux sont reportés au second plan pour dégager *lv*. Seules les coxae sont représentées. Les poches trachéennes sont en noir. Abréviations, page 185.

4° Un muscle (*r.v*) ou (*r.s*) ou les deux ensemble (même origine) de la poche trachéenne à la base de la vulve ou du sac vulvaire.

L'analyse précédente fait suffisamment ressortir les ressemblances entre les divers groupes et permet d'interpréter les différences essentielles.

B. — LE PÉNIS

Chez de nombreux Chilognathes le pénis est complètement autonome (Iuloidea, Spirostreptoidea, Spiroboloidea) (fig. 63-64) mais chez d'autres groupes, tantôt il se trouve incomplètement fusionné aux hanches de la 2e paire de pattes (Callipoidea), tantôt il est soudé par sa face antérieure et libre par sa face postérieure, tantôt, enfin, il est complètement fusionné aux hanches (Craspedosomoidea, Polydesmoidea). H. W. BRÖLEMANN interprète ces structures diverses en admettant une différenciation évolutive qui aurait séparé le pénis des hanches de la 2e paire de pattes; les conduits sexuels, chez le ♂ comme chez la ♀ *perforeraient les hanches de la paire de pattes* 2. Nous sommes d'un avis contraire et tenterons dans les lignes qui suivent de le prouver.

Source : MNHN, Paris

Lorsque le pénis (*P*) reste individualisé, il est situé dans une cavité du tablier sterno-coxal (*ta*) de la *P.* 2, entre celui-ci et le sclérite intercalaire (*sc*) (fig. 27, 28, 30). Généralement, il s'agit de deux manchons symétriques plus ou moins sclérifiés formés d'une fine membrane, translucide chez les Spiroboloidea (fig. 63-64), et érectile dans ce cas; parfois il y a un manchon unique (Iuloidea) (fig. 67).

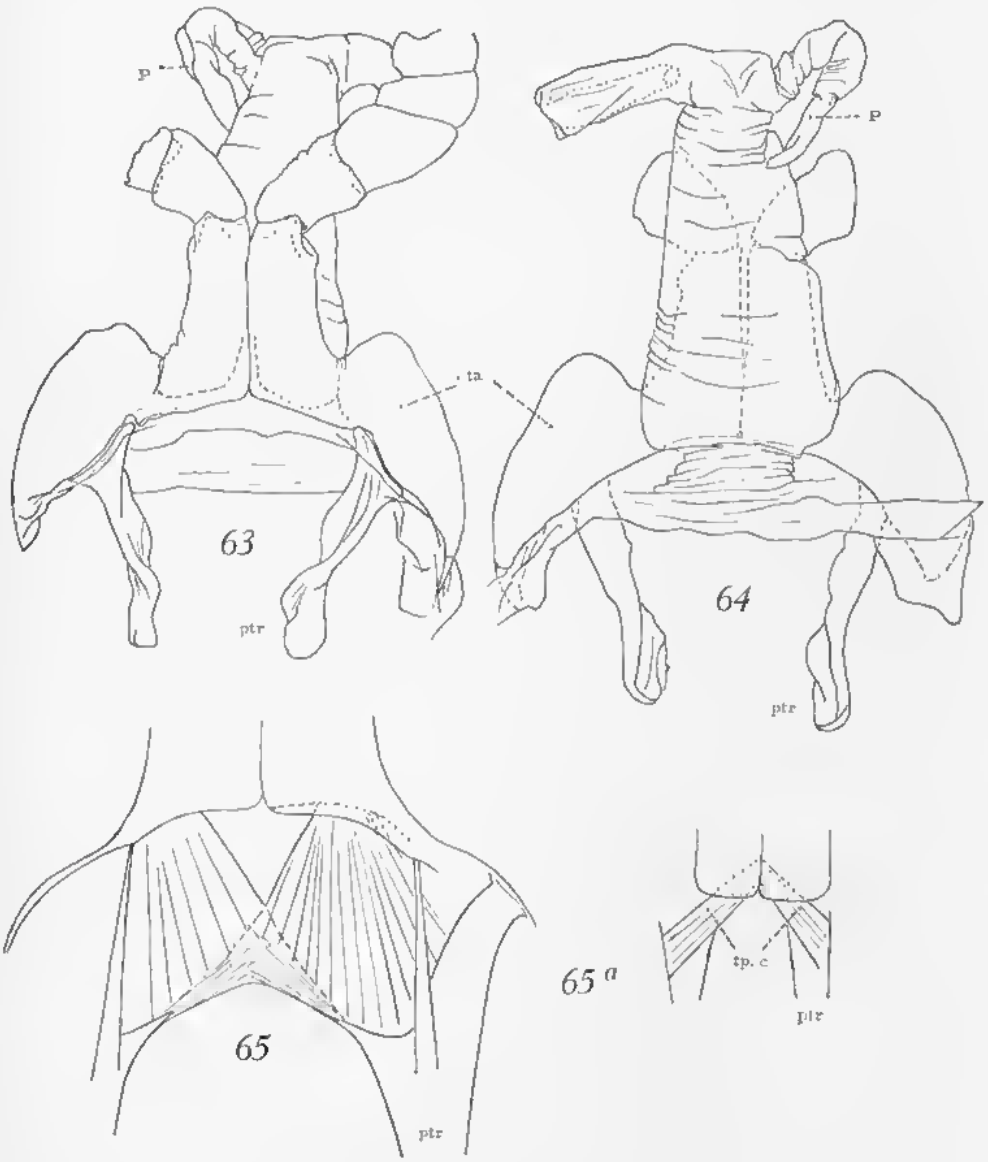


Fig. 63. — Pénis membraneux dévaginé de la *P.* 2 de *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl., face antérieure.

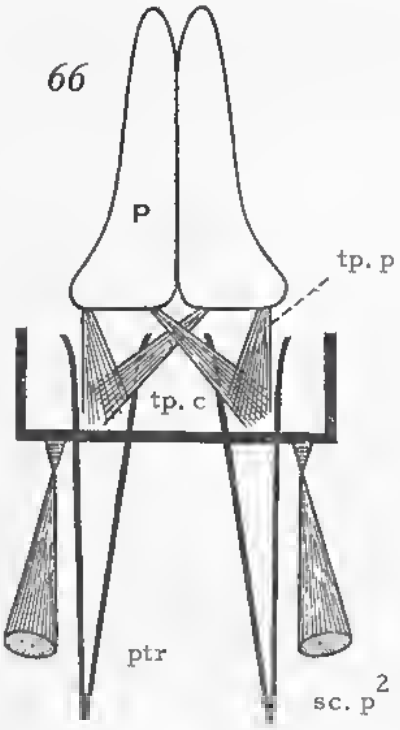
Fig. 64. — Pénis membraneux dévaginé de la *P.* 2 de *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl., face postérieure.

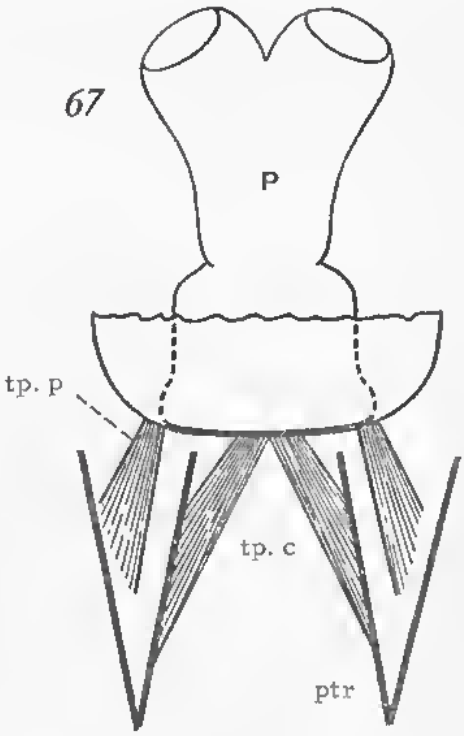
Fig. 65. — Fléchisseurs, extenseurs de la coxa de *P* 2, pénis enlevé à droite, face postérieure chez *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl. On aperçoit la musculature coxale, inchangée, de l'appendice.

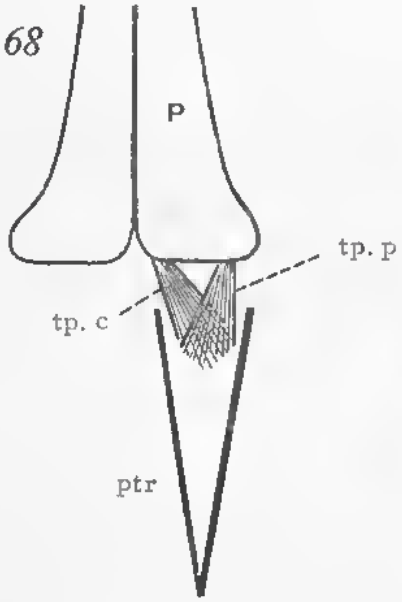
La musculature du pénis *est nettement indépendante de celle de la paire de pattes* 2 qui, malgré les modifications apportées par la présence du pénis, conserve les faisceaux coxaux classiques (fig. 65).

Chez les Callipoidea où la fusion est incomplète (fig. 66) il existe deux faisceaux trachéo-péniens (*t p.p*) parallèles et deux faisceaux également trachéo-péniens

Source : MNHN, Paris







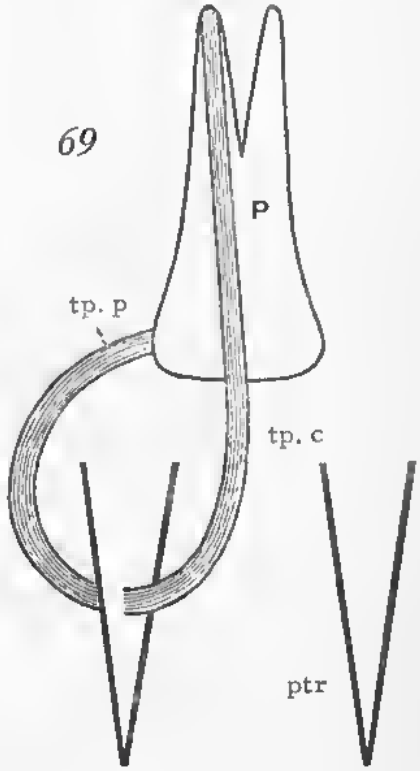


FIG. 66 à 69. — Musculature de la base du pénis fig. 66 : chez *Callipus;* fig. 67 : chez un Iulide; fig. 68 : chez un Spirostreptide; fig. 69 : chez un Spirobolide. Les muscles dorso-ventraux postérieurs *sc.p*[2] ne sont indiqués que figure 66, mais ils existent dans les autres groupes comparés.

Source : MNHN, Paris

chiasmatiques (*t p.c*) aboutissant aux angles proximaux internes du manchon pénien opposé. Les Iuloidea (fig. 67) chez lesquels la base pénienne impaire repose dans une sorte de sac membraneux, présentent deux paires de muscles trachéo-péniens : des latéraux (*t p.p*) parallèles aboutissant au sac pénien lui-même, et des médians (*t p.c*) convergents, insérés ensemble à la base du pénis. Ces *t p.c* sont les équivalents des chlasmatiques des Callipoidea.

Les Spirostreptides (fig. 65*, 68) possèdent les deux faisceaux musculaires identiques, mais les médians (*t p.c*) ne se croisent pas, comme chez Callipoidea, et aboutissent à la paroi interne du manchon correspondant. L'organe des Spiroboloidea, érectile (fig. 64, 69), est informe au repos, replié sur lui-même et montre deux très longues paires de muscles. Une paire trachéo-pénienne latérale (*t p.p*) aboutissant à la base du sac pénien, et une paire (*t p.c*) se rendant à l'extrémité du pénis lui-même. Chez les groupes dont le pénis est fusionné aux hanches des *P.* 2 on retrouve également les muscles précédemment décrits avec, bien entendu, la musculature coxale classique.

C. — COMPARAISONS DE LA MUSCULATURE DES ORGANES GÉNITAUX EXTERNES ET CONCLUSIONS

La différence fondamentale existant entre les appareils musculaires de la vulve et du pénis réside dans l'absence, chez ce dernier, des muscles intrinsèques dorso-ventraux contenus dans le diplosegment III. En dehors de cette particularité, nous retrouvons pour la vulve et le pénis les mêmes faisceaux musculaires.

1. Les muscles trachéo-dorsaux postérieurs (*s c.p*^{3}) du sclérite qui existent, même en l'absence de celui-ci, chez la ♀ (dans ce cas les points d'insertion se placent directement sur le sac vulvaire, près de son orifice). Ceci est important, car le muscle trachéo-dorsal postérieur (*t d.p*) (chapitre II) est caractéristique de membres postérieurs du diplosegment. Sa présence, chez la ♀, alliée à celle du muscle trachéo-sclérital (*ts*) témoigne de l'homologie parfaite des sclérites du ♂ et de la ♀. En l'absence de ces sclérites, les territoires du sac vulvaire sur lesquels les muscles (*s c.p*^{3}) et (*ts*) s'insèrent en tiennent lieu.

2. Chez les ♂ dont le pénis est fortement sclérifié, il existe deux paires de muscles caractéristiques, parallèles ou chlasmatiques (*t p.p, t p.c*) jouant le rôle de fléchisseurs et élévateurs. Les points d'insertion deviennent vagues chez les groupes comme Spiroboloidea, où le pénis est entièrement membraneux, ou se déplacent (Iuloidea) lorsque la base du pénis s'abrite dans un sac pénien. Or, les ♀ présentent des faisceaux musculaires, prenant naissance également sur la poche trachéenne de *P.* 2 (*r.v*), enveloppant, plus ou moins, le sac vulvaire, à des degrés différents suivant les groupes, et aboutissant, très souvent, à la base de la vulve où pénètre l'oviducte (1). C'est exactement ce que l'on rencontre chez les Spiroboloidea à pénis membraneux muni d'un faisceau proximal (*t p.p*) et d'un faisceau distal (*t p.c*). Ces muscles sont donc homologues.

La morphologie externe du pénis et des vulves est analogue en ce sens que les vulves sont abritées dans un sac plus ou moins profond avec lequel elles font corps, au même titre que le pénis de certains groupes comme les Iuloidea. Les deux organes présentent donc certaines analogies, mais le pénis est généralement en surface, position que ne prennent les vulves que pendant la ponte.

L'étude de la musculature de la vulve et du pénis montre que les organes n'ont, en fait, aucun rapport direct avec la paire de pattes 2 et n'en constituent pas une partie intégrante comme un examen superficiel peut se laisser supposer. Le fait de trouver certains groupes dont les pénis et les vulves sont étroitement liés aux hanches de la 2^e paire de pattes, au point de ne présenter qu'un seul et même bloc, n'implique pas qu'il s'agisse d'une image primitive. Nous pensons, au contraire, que la réduction des appendices postérieurs des anneaux thoraciques

(1) Il est fort probable et même certain que là où se trouvent des muscles sur le sac vulvaire il y a lieu de considérer qu'il existe des faisceaux à la base de la vulve, la masse musculaire principale s'étendant sur la presque totalité de la base du sac.

Source : MNHN, Paris

est d'acquisition récente et constitue un processus général et commun aux Chilognathes. Les vestiges des anciens appendices tendent à disparaître et à s'effacer, au fur et à mesure que l'on considère des groupes plus évolués, par fusion avec l'appendice ambulatoire précédent. C'est ce qui se passe, d'ailleurs, pour les sclérites intercalaires du thorax. Les organes génitaux et les vestiges appendiculaires thoraciques suivent, dans ce cas, le même processus évolutif de fusionnement de deux appendices indépendants originellement (1). Il est probable que des liens de plus en plus étroits allant jusqu'à la soudure, se sont établis pendant la régression des membres postérieurs. Les Diplopodes, à pénis soudé, sont parmi les plus évolués, Polydesmides par exemple, et ceux-ci sont dépourvus également de sclérites intercalaires individualisés, visibles. Un témoignage de la fusion est encore perceptible dans la présence de certains muscles trachéo-dorsaux postérieurs (*s c.p*) juxtaposés et confondus avec ceux des membres fonctionnels dont les points d'insertion, sur les anneaux suivants, sont typiques de membres postérieurs.

Du fait de la fusion, pouvant n'intéresser que le sternite et les poches trachéennes, fusion presque totale, déjà rencontrée dans les pattes d'un même diplosegment du tronc, il n'y a rien de surprenant à trouver des faisceaux musculaires comme les trachéo-dorsaux postérieurs (*t d.p*) des appendices ambulatoires thoraciques, prenant appui sur un membre apparemment étranger.

Précisons, enfin, que la musculature de la base pénienne, avec ses faisceaux parallèles et chiasmatiques (*t p.p, t p.c*) rappelle la musculature intersegmentaire de pattes ambulatoires. Ces muscles, intersegmentaires, *lient les appendices successifs* et réunissent les poches trachéennes de l'un aux coxites et sterno-coxites de l'autre. Ces deux musculatures ont une homologie certaine et la première, de la base pénienne que l'on retrouve chez la ♀, dérive de la seconde. Les faisceaux des organes génitaux, de même que les trachéo-scléritaux (*ts*) sont une persistance des muscles intersegmentaires des pattes ambulatoires (*tc*).

Pénis et vulves ont donc la même origine et leur morphologie externe identique en un certain sens (sac pénien et pénis = sac vulvaire et vulve) *et nous les considérons comme des membres postérieurs, modifiés*, du diplosegment III (2) dont subsistent, à des degrés divers, des fragments dissociés de sternite (trachéo-sternite = sclérite intercalaire) et de coxo-sternite (vulve et pénis).

Toutefois, il semble que les organes ♀ soient à un stade évolutif moins avancé que le pénis, car ils conservent encore la musculature dorso-ventrale du diplosegment III; le premier des faisceaux complexes des membres postérieurs (fig. 3, 5, 6).

Appartiennent également aux vestiges, non seulement les pièces sclérifiées, sclérites intercalaires, vulves ou pénis, mais aussi les membranes translucides, sacs vulvaires et sacs péniens. Le sclérite intercalaire correspond à un trachéo-sternite, la base pénienne et certains territoires vulvaires supportant le muscle venant de la poche trachéenne (*r.v, t p.p, t p.c*), sont homologues à des sterno-coxites. Le trachéo-sternite n'est pas, en effet, la seule pièce conservée, car la présence des muscles chiasmatiques ou non (*t p.p, t p.c*) de la base pénienne, et par voie de conséquence du sac vulvaire et de la vulve (présence de muscle *r.s*) indique qu'un coxite, ou tout au moins qu'un sterno-coxite (3) est encore présent, en l'occurrence le pénis et la vulve. Dans la zone génitale, à l'inverse des autres vestiges thoraciques, le trachéo-sternite n'est donc pas seul conservé.

Une étude détaillée de nombreuses espèces d'Harpagophoridae (1961) nous avait convaincu de l'appartenance des mamelons, replis du sac vulvaire, à la vulve elle-même. Nous croyons que chez les Spirostreptoidea il en est de même. Il est très vraisemblable que la plus grande partie de la bourse soit un coxite car l'invagination apodématique, avec ses muscles insérés sur les valves, *donne*

(1) Voir également le cas de *Lithobius*, Chapitre II B de la 4e partie.

(2) Quant à la position postérieure des membres en question (vulves et pénis) et à leur valeur d'appendices autonomes dont on pourrait douter encore, rappelons ici la présence de muscles sterno-latéraux (*su.t.v* fig. 7) chez les Chordeumides. Il a été démontré que ces faisceaux étaient typiques de membres postérieurs de diplosegments.

(3) Une partie du sternite peut être entraînée par la bourse (coxite) au cours de sa migration vers le fond du sac vulvaire. La présence des muscles dorso-ventraux vulvaires (*td.v*) manifeste-ment trachéo-sterno-dorsaux, en témoigne.

Source : MNHN, Paris

une image très proche des sacs coxaux classiques. L'opercule, avec la paire de muscles prenant naissance à la portion proximale des valves et aboutissant à sa base, pourrait figurer un reste de télopodite.

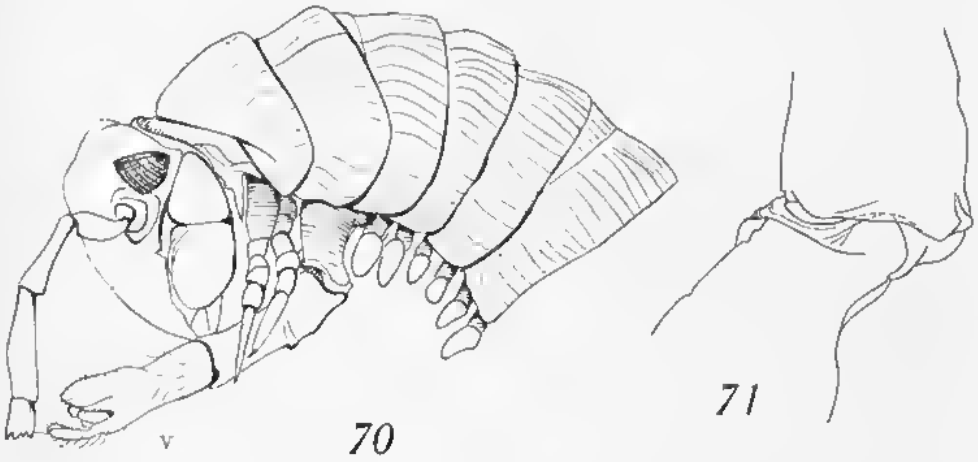


Fig. 70. — Vulve *(v)* en érection chez *Callipus sp.*
Fig. 71. — Formation articulaire voisine de l'orifice du sac vulvaire.

Alors que le pénis est entièrement sclérifié, généralement, l'organe qui lui correspond chez la ♀ (sac vulvaire et vulve), une fois évaginé, n'est qu'incomplètement incrusté. On pourrait voir, dans le sac vulvaire, tout au moins dans les portions ne servant d'assise à aucun muscle, une membrane articulaire considérablement développée (fig. 70). L'insertion des nappes musculaires, provenant des poches trachéennes de la *P.* 2, détermine même, lors de l'évagination des sacs vulvaires, un étranglement délimitant un territoire proximal (fig. 71) qui pourrait représenter la véritable base de l'organe.

En conclusion, les organes génitaux ♂ et ♀ sont des appendices spécialisés; les faisceaux musculaires ont une étroite parenté et les sclérites intercalaires une origine identique, trachéo-sternale, chez les uns comme chez les autres. Il s'agit bien d'appendices postérieurs du diplosegment III.

La vulve, moins spécialisée que le pénis, conserve encore des faisceaux musculaires grâce auxquels on peut reconnaître, pour certaines sclérifications, une origine coxale et télopodiale. Ces pièces ont disparu dans le pénis, qui ne conserve que sa base coxosternale en plus de son sclérite trachéo-sternal.

D. — LA DISPOSITION DES APPENDICES DANS LES DIPLOSEGMENTS THORACIQUES DES DIPLOPODES CHILOGNATHES

L'étude précédente apporte un nombre important de faits variés dont l'interprétation permet de donner aux problèmes, posés par la morphologie de la région antérieure du tronc des Diplopodes Chilognathes, une solution plus satisfaisante que les hypothèses proposées jusqu'à présent. Cette solution a l'avantage de grouper, en une synthèse commune, des données morphologiques qui n'ont pas toujours des rapports directs apparents; elle ne fait pas intervenir des bouleversements invraisemblables; elle s'appuie enfin sur une définition morphologique du métamère classique. Sans prétendre lui attribuer un caractère définitif, il nous semble qu'elle représente une approximation acceptable. On peut la résumer ainsi :

La région antérieure du tronc est un thorax, formé de 4 anneaux doubles, chacun d'entre eux étant constitué par deux métamères correspondants, chez les Chilopodes (voir IV[e] et V[e] parties) à un segment macrotergal et un segment

Source : MNHN, Paris

microtergal. La disposition réelle des appendices ou des sternites de ces diplosegments est donnée dans les tableaux suivants, où les orifices génitaux *sont considérés comme fixes*, toujours disposés dans le même métamère, quel que soit le groupe envisagé; même chez les Spirobolides où un mouvement de translation des appendices s'est effectué (flèches). (Voir tableaux page 79.)

V représente les vestiges appendiculaires et les doubles trails, encadrant les diplosegments VII et VIII, la fusion de ceux-ci chez les autres groupes de *Polyzonium*.

Nous sommes ici, en partie, en désaccord avec les interprétations de H. W. Brölemann en ce qui concerne le IV^e^ diplosegment où la 3^e^ paire de pattes est placée en arrière du diplosegment. En outre *Polyzonium* n'échappe pas à la règle générale et ne porte qu'une seule paire d'appendices au IV^e^ anneau et non deux comme l'auteur l'avait supposé. L'origine de la différence dans le nombre des paires de pattes prégonopodiales doit être recherchée ailleurs (voir troisième partie, chapitre V).

Source : MNHN, Paris

Diplosegments	Collum	II	III	IV
Polyzonium	Apophyse phragmatique Gula	*P. 1* amb. Muscle vestigial	*P. 2* amb. Organes génitaux	*P. 3* amb. Muscle vestigial
Chordeumides ... ♂	Ap. phragmatique Gula	*P. 1* amb. Muscle vestigial	*P. 2* amb. Organes génitaux	*P. 3* amb. Muscle vestigial
Chordeumides ... ♀	Ap. phragmatique Gula	*P. 1* amb. Muscle vestigial	*P. 2* amb. Organes génitaux	Complexe platosternal
Spirobolides	Ap. phragmatique Gula	*P. 1* amb. Sclérite (vestige)	*P. 2* amb. Organes génitaux	*P. 3* Muscle vestigial
Spirostreptides	Ap. phragmatique Gula	*P. 1* amb. Sclérite (vestige)	*P. 2* amb. Organes génitaux	*P. 3* Sclérite (vestige)
	Ap. phragmatique Gula	*P. 1* amb. Vestige (sclérite, muscles)	*P. 2* amb. Organes génitaux	*P. 3* Vestige (sclérite, muscles)

Diplosegments	Métamères	Polyzonium	Callipoidea	Chordeumides	Spiroboloidea	Autres Chilognathes
Collum	1 2	V Gula	V Gula	V Gula	V Gula	V Gula
II	3 4	*P. 1* Muscle vestigial	*P. 1* Muscle vestigial	*P. 1* Muscle vestigial	*P. 1* V	*P. 1* V
III	5 6	*P. 2* Organes génitaux	*P. 2* Organes génitaux	*P. 2* Organes génitaux	*P. 2* Organes génitaux	*P. 2* Organes génitaux
IV	7 8	*P. 3* Muscle vestigial	*P. 3* Muscle vestigial	Complexe platosternal	*P. 3* V	*P. 3* V
V	9 10	*P. 4* *P. 5*	*P. 4* *P. 5*	*P. 4* *P. 3* *P. 5* *P. 4*	*P. 4* *P. 5*	*P. 4* *P. 5*
VI	11 12	*P. 6* *P. 7*	*P. 6* *P. 7*	*P. 6* *P. 5* *P. 7* *P. 6*	*P. 6* *P. 7*	*P. 6* *P. 7*
VII	13	*P. 8*	V Gonopodes *P. 8*	? ? *P. 8* *P. 7*	? Peltogonopodes	? Gonopodes
	14	Gonopodes *P. 9*	V *P. 9*	? ? *P. 9* *P. 8*	? Gonopodes	? Gonopodes
VIII	15	Gonopodes *P. 10*	*P. 10*	*P. 10* *P. 9*	*P. 10*	*P. 10*
	16	*P. 11*	*P. 11*	*P 11* *P. 10*	*P. 11*	*P. 11*

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS
de la seconde partie

Les anneaux thoraciques sont au nombre de quatre et leur structure est diplosegmentaire. Le premier diplosegment ou collum est incomplet, un fragment du métamère antérieur ayant été annexé par la tête.

Des traces des appendices ambulatoires thoraciques absents ont été mises en évidence sous forme de sclérites servant de points d'insertion à des muscles trachéo-dorsaux typiques de métamères postérieurs. Le collum, apparemment dépourvu d'appendices, possède deux paires de vestiges trachéo-sternaux : la gula et une paire d'apophyses conservant des muscles trachéo-dorsaux de métamère antérieur.

Les organes génitaux, vulves et pénis, sont les membres autonomes spécialisés du métamère postérieur du diplosegment III.

La disposition réelle des appendices dans le thorax est la suivante :

	Vestige antérieur (apophyse et trachéo-dorsaux)
Collum	Vestiges postérieurs (gula avec, probablement, des éléments antérieurs fusionnés)
II	*P. 1* ambulatoire - Sclérites vestigiaux
III	*P. 2* ambulatoire - Sclérites et vulves, ou sclérites et pénis
IV	*P. 3* ambulatoire - muscle vestigial (y compris Chordeumides ♂)
	Complexe platosternal chez les Chordeumides ♀

Les Colobognathes, au moins ceux qui ont été étudiés, ne semblent pas échapper à la règle générale et le diplosegment IV ne porte pas les deux paires de pattes qu'on lui attribuait.

Chez les Spirobolides, on constate qu'un mouvement de translation des appendices s'est effectué vers l'avant à partir de la 4e paire, si bien que celle-ci se trouve au IVe anneau, la 3e au IIIe anneau, etc., mais en réalité ces appendices appartiennent aux mêmes segments que chez les autres Chilognathes.

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

LES APPENDICES COPULATEURS OU GONOPODES

INTRODUCTION

Par suite de l'absence de pénis, ou de ses dimensions extrêmement réduites, la transmission du sperme s'effectue par l'intermédiaire d'organes spéciaux. En dehors des Pentazonia (*Glomeris*) et des Colobognatha (*Polyzonium*), c'est toujours le VII[e] diplosegment du corps qui les porte. Ces organes copulateurs sont complexes et résultent de la transformation de pattes ambulatoires. Leur complexité est si grande et leurs modifications si profondes qu'il est pratiquement impossible, en dehors des Pentazonia et des Colobognathes, d'y reconnaître les appendices et encore moins leurs différents articles.

De nombreux essais ont été faits pour homologuer les différentes parties mais, comme l'on pouvait s'y attendre, les auteurs ne sont guère d'accord et il n'est pas rare de rencontrer, dans la littérature, des tableaux confrontant les différentes dénominations pour fixer les idées et attirer l'attention du lecteur sur les termes employés dans l'ouvrage.

Pour diverses raisons, dont la principale est que les organes copulateurs sont la base de la systématique des Myriapodes Diplopodes, depuis R. Latzel (1884), nous avons entrepris une étude comparée dans les groupes les plus importants, étude basée plus particulièrement sur la musculature, encore inconnue. Jusqu'ici, seule la morphologie externe avait été utilisée.

D'autre part, ces organes, d'origine connue, sont l'objet d'études phylogénétiques d'un intérêt particulier. Certains d'entre eux sont peu modifiés et présentent encore la structure d'une patte ambulatoire; ils servent de point de départ à des séries de gonopodes. Les appendices copulateurs facilitent donc les recherches d'anatomie et de morphologie comparées, la musculature constituant un élément supplémentaire de comparaison. En outre, les gonopodes ne sont pas toujours situés dans le VII[e] diplosegment (chapitre V).

Le terme de gonopodes a été créé par H. Rothenbühler (1900) pour remplacer celui de pattes copulatrices, employé jusqu'alors. Pendant longtemps on a cru que les gonopodes résultaient de la transformation des deux paires de pattes (8[e] et 9[e]) du VII[e] diplosegment, et il a fallu de nombreuses recherches avant que les myriapologistes réalisent qu'il s'agissait, parfois, d'une seule paire de pattes (antérieure). L'une des deux paires, par exemple (9[e]), pouvant être atrophiée ou disparaître (Spirostreptoidea, Cambaloidea).

En 1913, J. Carl découvrit que les gonopodes des Cambaloidea résultaient de la transformation de la paire de pattes antérieure (8[e]) du double segment VII, la paire postérieure (9[e]) étant atrophiée. Chez les Spirostreptoidea, dès 1916, H.W. Brölemann retrouve le même fait, mais il considère que la 9[e] paire a complètement disparu chez les Spirostreptidae, et que l'on ne rencontre plus que le sternite chez les Odontopygidae. Ce sternite fut longtemps considéré comme appartenant à la paire de pattes antérieure, puis il fut attribué à la paire postérieure, en interprétant, à tort, les télopodites des gonopodes (*P. 8*) comme les appendices de la 9[e] paire. Ce qui est la hanche des Spirostreptoidea représentait les gonopodes antérieurs tandis que les télopodites, de ces mêmes gonopodes, devenaient les gonopodes postérieurs. Nous avons découvert, en 1959, que cette 9[e] paire de pattes n'a pas réellement disparu chez l'adulte des Spirostreptidae. Il subsiste, à son niveau, des poches trachéennes, des sclérites et une puissante musculature.

Source : MNHN, Paris

Plusieurs cas peuvent donc se présenter chez les Diplopodes Chilognathes Tantôt les deux paires de membres (8e et 9e) sont modifiées, tantôt une seule paire (8e).

Dans le premier cas, la même paire n'assume pas la même fonction dans tous les groupes et deux catégories peuvent être envisagées :

1° les membres postérieurs (9e) sont de véritables gonopodes et la paire antérieure (8e) a une fonction protectrice, contribuant à clore la cavité gonopodiale (peltogonopodes des Chordeumoidea, Iuloidea, Spiroboloidea, etc.);

2° les membres antérieurs jouent le rôle principal et la paire postérieure contribue à la conservation du liquide séminal (paragonopodes des Craspedosomoidea).

Dans le cas où une seule paire de pattes est métamorphosée, c'est toujours la paire antérieure (8e) du diplosegment VII. La paire postérieure (9e) tantôt conserve sa fonction ambulatoire (Polydesmoidea, Callipoidea) (1), tantôt est réduite à des vestiges presque invisibles : plaques sclérifiées, invaginations trachéennes, etc. (Spirostreptoidea).

Les gonopodes sont compliqués à l'extrême, ornés d'apophyses, de cornes, d'épines, de lanières, de lames, etc., sauf chez les Colobognathes où les appendices sont relativement peu altérés; on peut, parfois, y compter un nombre d'articles égal à celui de la patte ambulatoire normale. Seul l'article apical est modifié et adapté à la fonction copulatrice.

L'homologation des articles chez les autres groupes est très difficile, mais il est toujours possible de reconnaître un sternite plus ou moins vestigial et une hanche montée sur une poche trachéenne.

Il existe une glande, dite prostatique, qui débouche dans les hanches des gonopodes de nombreux Diplopodes. Chez les Spirostreptoidea le canal prostatique chemine entre les feuillets coxaux et débouche dans un stylet prostatique (*sty*) (fig. 75) constitué par une invagination de la paroi coxale. Ce stylet prostatique s'engage dans une rainure du télopodite, la rainure séminale (*rse*).

Les Polydesmoidea possèdent aussi une formation coxale (fig. 105). Elle est en forme de crochet (*cc*) et la pointe s'engage, comme le stylet des Spirostreptoidea, dans la rainure des gonopodes (fig. 101, 102). Ces deux formations, stylet prostatique et crochet coxal, jouent le rôle de piston pour l'éjaculation du sperme, et H. W Brölemann y reconnaît une certaine homologie. D'après cet auteur, le crochet coxal des Polydesmides est un stylet prostatique aveugle. Nous aurons l'occasion de revenir sur cette question (chapitre III). La glande prostatique, chez les Polydesmoidea (tout au moins chez *Strongylosoma pallipes*), est logée dans la hanche et débouche dans la rainure séminale, à sa naissance, au niveau du crochet coxal, le fémur des auteurs.

Chez les Spiroboloidea c'est la paire de pattes postérieure, transformée en gonopodes, qui porte, à sa base, un complexe rainure séminale-ampoule (fig. 109, 110, 111), dans lequel débouche la glande prostatique. La base de ces gonopodes, recourbée sur elle-même, présente un renflement donnant naissance à la rainure séminale, dans lequel on reconnaît une volumineuse ampoule où aboutit, apparemment, le canal spermatique. L'ampoule (*as*), bien visible, se continue par un épaississement jusque dans les gonopodes. Cet épaississement est produit par les replis de la rainure qui se prolonge jusqu'à la base de l'ampoule. Le canal spermatique débouche non pas, comme le pensait M. Vachon, dans l'ampoule en question mais à l'extérieur (*or*) (fig. 108), c'est-à-dire à l'extrémité proximale des gonopodes. Toutefois, nous avons découvert qu'un orifice très fin, partant de l'ampoule, s'ouvre dans le canal séminal. Les produits de sécrétion sont donc soit emmagasinés dans l'ampoule, que nous proposons de nommer séminale, soit expulsés directement à l'extérieur (la plus grande partie).

(1) Nous démontrerons à la fin de cette troisième partie que le cas des Callipoidea n'est pas aussi simple.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

LES GONOPODES ET LEURS RAPPORTS AVEC LE SAC GONOPODIAL

Les organes copulateurs sont insérés au fond du sac gonopodial et font corps avec lui. Ce sont, en quelque sorte, des sclérifications de la membrane de ce sac, pliées et repliées, tordues sur elles-mêmes; il est possible, au cours de dissections minutieuses, de suivre les rapports existants entre le sac et les organes. Chez les Polydesmoidea, le sac étant absent, il n'existe que de simples membranes articulaires entre le diplosegment et les gonopodes. Pour les Iulides, Craspedosomides, Chordeumides, le raccord est encore relativement facile à reconnaître, les organes étant de simples doigts de gants.

En ce qui concerne les Spirostreptoidea, la structure se complique, et les précisions qui vont être apportées permettront de mieux comprendre ce qui se passe au cours de la régression de la 9e paire de membres.

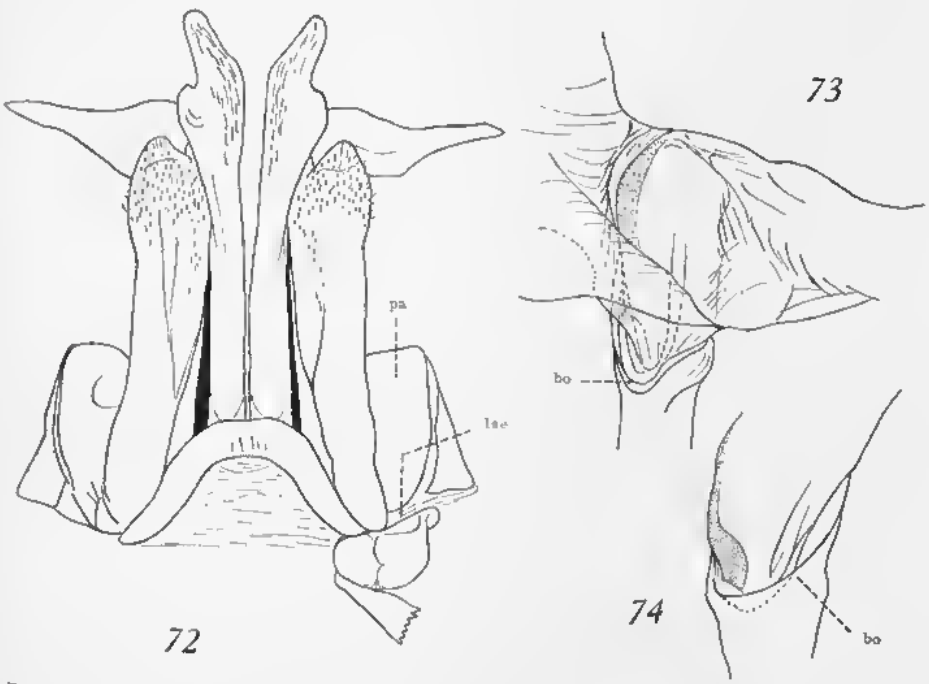


FIG. 72. — Gonopodes (coxoïdes) de *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch) face orale.

FIG. 73. — Portion proximale de la poche trachéenne de *Scaphiostreptus fulgens* (S. et Z.) avec son vestige d'invagination stigmatique.

FIG. 74. — Vestige d'invagination stigmatique sur la poche trachéenne des gonopodes de *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch), dépouillée de la membrane en entonnoir.

Comme chez les autres Diplopodes il s'agit d'une simple évagination de la paroi, mais la présence du télopodite à l'intérieur de la hanche rend l'observation délicate.

Tout d'abord, les pattes copulatrices sont composées d'un feuillet à double parois (*fx* et *fy* fig. 75, 76). La hanche se creuse en gouttière verticale (*gnc*) pour abriter le télopodite (*tel*) ce qui détermine la décomposition, vue de face, de la hanche en feuillet interne (*i*) et feuillet latéral (*e*). Le paracoxite (*pa*) est une prolongation latérale du feuillet coxal latéral (fig. 72, 75, 76).

Source : MNHN, Paris

Le sac gonopodial est rattaché aux anneaux VII et VIII au niveau de l'ouverture du VII[e] diplosegment. Au fond du sac s'insèrent les gonopodes et, en arrière, tout près de l'orifice de la poche, contre le phragma du VIII[e] diplosegment, la 9[e] paire de pattes vestigiale. On remarque, en avant des gonopodes, une membrane, issue du sternite et rejoignant le VII[e] diplosegment. Latéralement cette membrane s'attache au bord du paracoxite et forme, à son niveau, une large poche (*az*) (fig. 76, 77) dans laquelle se loge la vésicule du télopodite (*am*). Les bords de cette

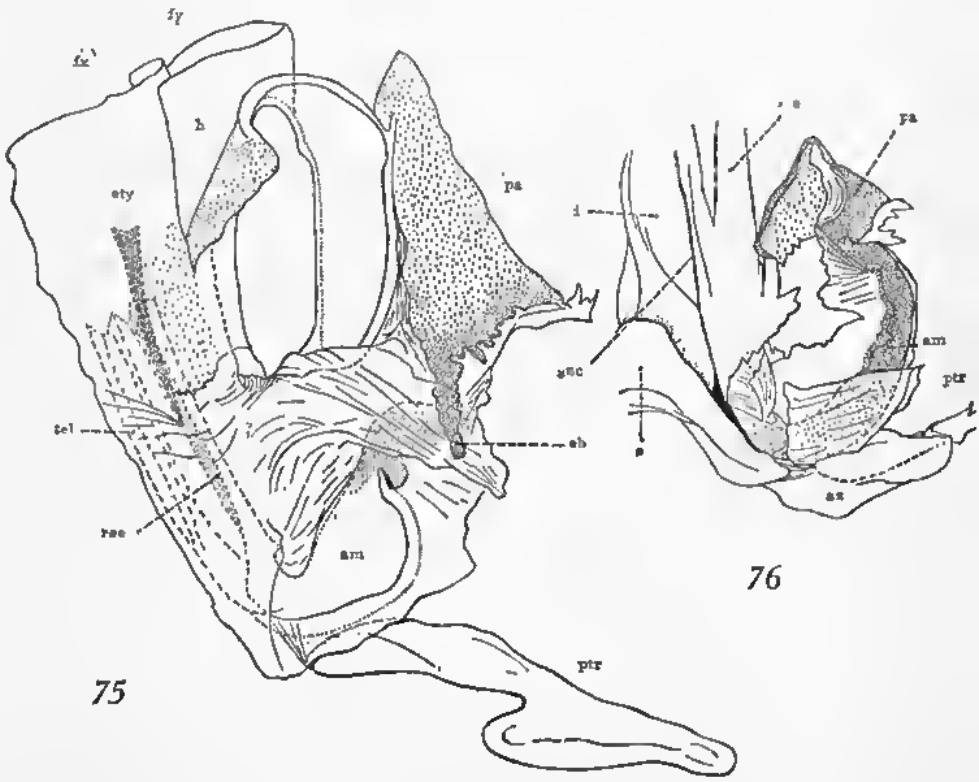


FIG. 75. — Base des gonopodes de *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch), face caudale, disséquée pour montrer les deux feuillets coxaux *x*-*y*. Une portion du « paracoxite » *p* est rabattue pour dégager l'ampoule *A*, le pont chitineux *po* et le stylet prostatique *st*. Abréviations, page 185.

FIG. 76. — Base du gonopode de *Epistreptus parilis* (Karsch) avec les membranes de l'ampoule et de l'invagination stigmatique de la poche trachéenne. Abréviations, page 185.

poche, complètement close, s'insèrent sur la poche trachéenne : en avant, à proximité de l'articulation, sur un bourrelet (*bo*) en V, trace d'invagination stigmatique (fig. 73, 74); en arrière, sur l'arête latérale interne de cette même poche trachéenne. Le bord de la poche membraneuse (*az*) se prolonge vers le télopodite sur lequel elle s'attache, laissant libre l'articulation ampoule-poche trachéenne, et formant un entonnoir correspondant à la base évasée de la rainure séminale. La membrane de cette poche est fortement plissée, ce qui permet les mouvements verticaux du télopodite nécessaires à l'accouplement (fig. 75). Le bord de la poche membraneuse rejoint également le bord interne de l'ampoule télopodiale (*am*) et le côté latéral, laissant ainsi l'ampoule complète du côté de la cavité générale (fig. 76). Le sac membraneux en question est donc rapporté sur le fond du sac gonopodial et se trouve ouvert par la lèvre sternite-paracoxite (*l.se*) et fermé, côté latéral externe, par la paroi inférieure du paracoxite (fig. 72), la paroi supérieure étant réservée à la poche gonopodiale elle-même, le bord inférieur de l'ampoule, l'articulation poche trachéenne-ampoule sur le dessus vers le télopodite, l'entonnoir télopodial (base de la rainure), le bourrelet en V de la poche trachéenne et la soudure, au niveau du sternite, de la lèvre du départ. Face postérieure le bord supérieur de la

Source : MNHN, Paris

poche se soude à la base du paracoxite et rejoint le feuillet sclérifié donnant naissance au stylet prostatique (fig. 75). L'ouverture du sac de l'ampoule est donc constituée par les feuillets de la base du coxite, la lèvre antérieure étant le pli de l'angle du sternite au paracoxite, les lèvres postérieure et latérale, le paracoxite

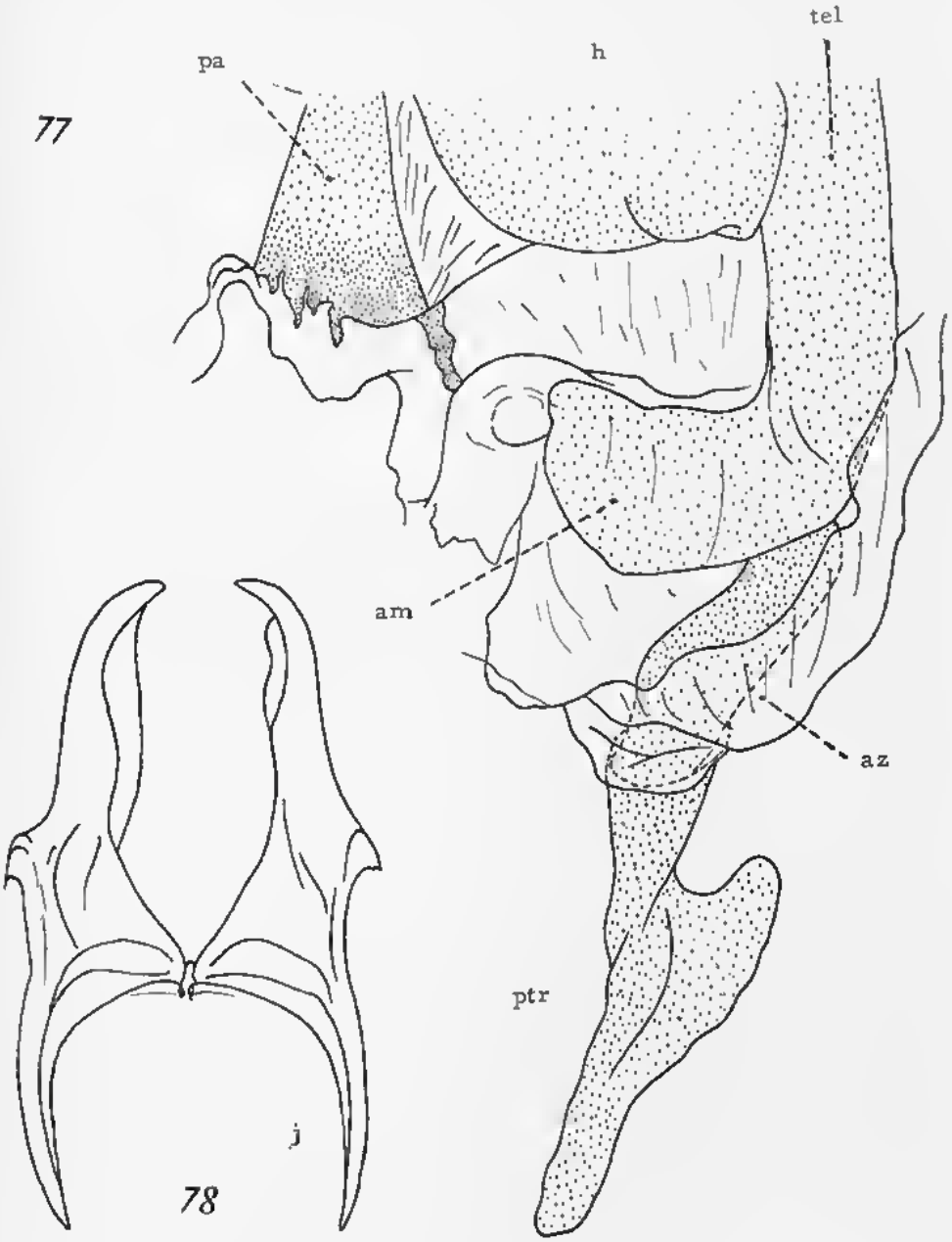


Fig. 77. — Base des gonopodes, face orale, de *Graphidostreptus tuuutiparus* (Karsch). Mêmes lettres que pour la figure précédente.

Fig. 78. — Angiocoxites, face rostrale de *Callipus foetidissimus gallicus* Brôl.

et le feuillet interne du coxite. *C'est donc la continuation, en quelque sorte, de la gaine coxale.* Le télopodite est à l'intérieur de la poche, l'ampoule à l'extérieur dans la cavité générale, ainsi que les muscles et la plus grande partie de la poche trachéenne (fig. 77).

Source : MNHN, Paris

L'entonnoir de la base du télopodite, origine de la rainure séminale, est la continuation de feuillet enroulé de ce même télopodite.

En résumé, les gonopodes sont comparables à un doigt de gant très complexe, issu de la membrane du sac gonopodial plus ou moins sclérifiée. Il serait possible d'étaler, par la pensée, ces gonopodes et de les ramener à quelques sclérifications : une semi-circulaire représentant la coxa et un disque témoignant de la présence du télopodite, relié à la coxa par une bande chitineuse.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

MUSCULATURE DES GONOPODES

Comme pour le thorax, l'étude de la musculature des gonopodes a été faite par dissections sous la loupe binoculaire. De très nombreuses espèces ont été examinées et chaque groupe ayant été étudié en détail, il ne sera publié qu'une synthèse de manière à dégager de la masse de nos documents un plan général de la musculature.

L'anatomie des gonopodes n'a fait l'objet d'aucune recherche particulière et encore moins de comparaisons. Dans la littérature, on trouve un très grand nombre de figures dues à C. ATTEMS, O. SCHUBART et surtout K. W. VERHOEFF, où des éléments musculaires fragmentaires accompagnent les pièces morphologiques utilisées en systématique. Aucun essai tendant à homologuer les éléments appendiculaires, à l'aide de la musculature, n'a été entrepris. Seuls R. L. HOFFMAN et B. S. ORCUTT (1960), en avant-propos d'un ouvrage de révision des Spirobolides, publient les résultats de leurs dissections sur *Atopetholus angelus* Chamb.

Du fait de la spécialisation de ces organes la musculature de l'appendice est parfois considérablement bouleversée et les faisceaux multipliés.

Nous distinguerons :

1° Muscles d'origine sternale. — Sterno-dorsaux et ventraux.

2° Muscles partant des poches trachéennes.

a) trachéo-dorsaux (*td*)
b) trachéo-ventraux (*tv*)
c) trachéo-coxaux (*tc*) chiasmatiques ou non
d) trachéo-coxaux des gonopodes (*tc.g*)
e) transversaux (*t*)

3° Muscles longitudinaux ventraux, réunissant les poches trachéennes entre elles (*l.v*).

4° Muscles de la poche gonopodiale.

A. — NEMATOPHORA

Les organes copulateurs sont très variés et il est nécessaire de préciser quelques points.

Le sternite est souvent absent ou membraneux, en tout cas invisible extérieurement, mais les poches trachéennes subsistent et s'articulent ou se soudent aux pièces voisines. Dans les membres il y a lieu de distinguer l'angiocoxite, paroi chitineuse du coxite, le sac coxal évaginé ou colpocoxite et le télopodite plus ou moins déformé. L'angiocoxite n'est presque jamais complet, mais les parois internes se fusionnent pour donner naissance à une lame verticale, la cloison sagittale. Lorsque les deux moitiés des gonopodes sont fusionnées, l'ensemble prend la dénomination de synangiocoxite et de syncolpocoxite. Si les poches trachéennes se soudent aux télopodites la pièce est dite cheirite.

On ne peut décrire en détail ici les gonopodes, tant la diversité des formes est grande, et on ne peut que renvoyer le lecteur, intéressé par la morphologie externe des gonopodes, à l'abondante littérature spécialisée.

1. — *CALLIPOIDEA*

Les gonopodes se divisent en deux parties distinctes correspondant à la 8e paire de pattes (1) (fig. 78 et 79) : un angiocoxite (*an*) subtriangulaire avec une apophyse

(1) Ceci n'est qu'apparent comme nous le verrons au chapitre V.

Source : MNHN, Paris

en lame de sabre (*j*) et un télopodite (*tel*) très allongé doublé d'un colpocoxite (*col*) (pseudoflagelle). Tous deux sont couchés dans la cavité angiocoxale. A la base du télopodite se soude une puissante poche trachéenne (*ptr*). En avant et en arrière des gonopodes on remarque deux larges plaques sclérifiées (fig. 179-181).

a) Angiocoxite (*an*) (fig. 79 et 181).

Il est relié au diplosegment VII par un faisceau musculaire (*sv*) partant de la pointe en lame de sabre (*j*) et aboutissant près de l'ouverture de l'anneau. Le bord latéral externe, en bourrelet, sert d'assise à un puissant muscle (*sd* rejoignant la

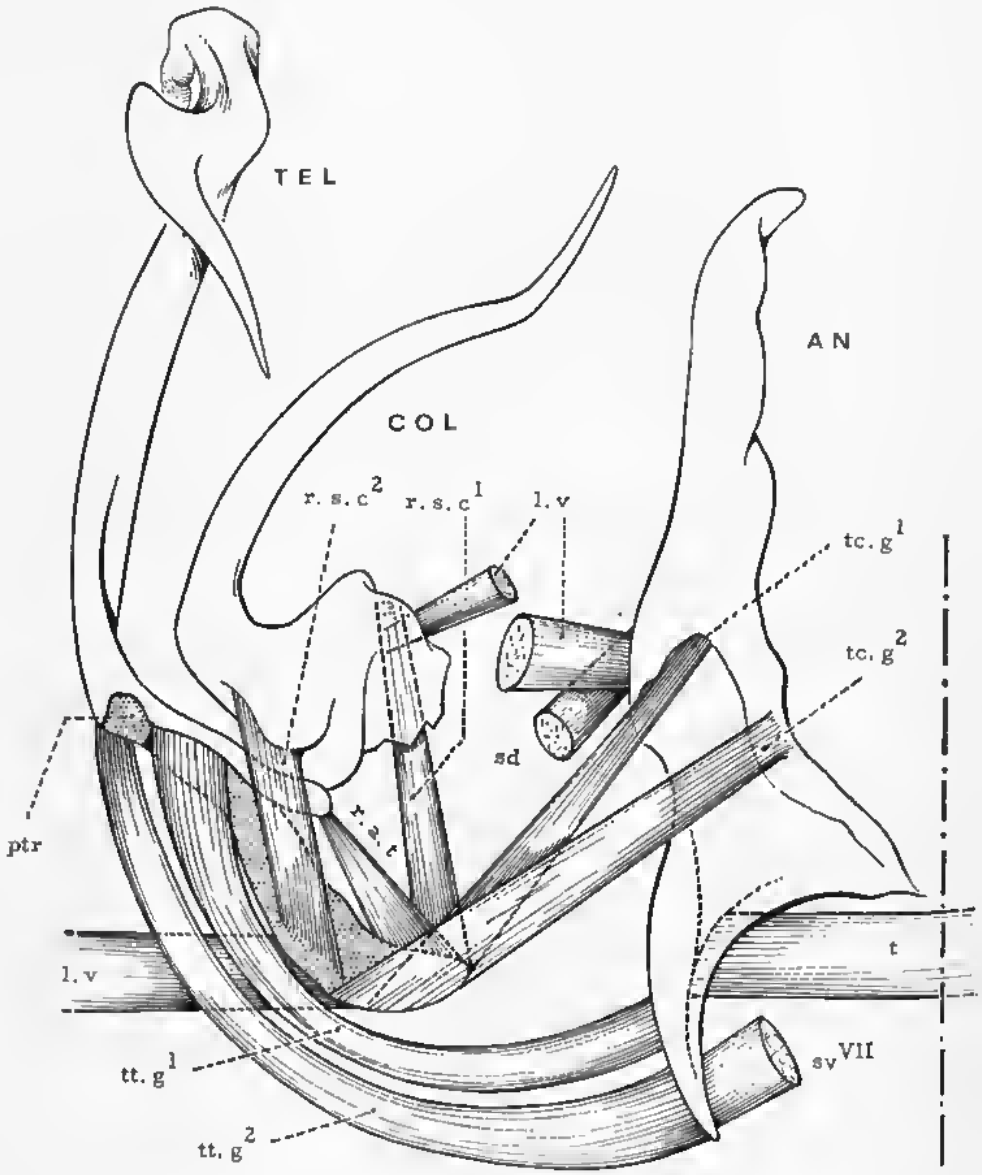


FIG. 79. — Musculature des gonopodes désarticulés de *Callipus foetidissimus gallicus* Brölemann. Abréviations, page 185.

portion dorsale du diplosegment VI. Le premier (*sv*) peut être considéré comme un trachéo-sterno-ventral, tandis que le second (*sd*) est l'homologue d'un sterno-dorsal. Une large bande musculaire transversale (*t*) réunit les deux apophyses symétriques en lames de sabre (*j*). Il existe deux longitudinaux ventraux (*l.v*)

Source : MNHN, Paris

reliant la poche trachéenne de la 7e paire de pattes ambulatoires au bourrelet latéral de la base et à la pointe de l'apophyse angiocoxale. L'apophyse angiocoxale supporte, en outre, un faisceau (*l.a*) aboutissant à la sclérification postérieure des gonopodes (fig. 181) et partant des bourrelets interne et externe, deux muscles rejoignant la base du télopodite (*tt.g*^{1}, *tt.g*^{2}).

b) Télopodite et colpocoxite (pseudoflagelle).

La poche trachéenne du « télopodite » ne présente aucun muscle trachéo-dorsal, mais supporte cinq faisceaux musculaires. De l'extérieur vers l'intérieur, en deux couches, deux muscles (*tc.g*^{1}, *r.s.c*^{2}) se rendant respectivement au côté externe de l'angiocoxite (*tc.g*^{1}), sur toute la longueur du bourrelet et au côté externe du colpocoxite tout le long du bord (*r.s.c*^{2}). Un troisième muscle (*tc.g*^{2}) s'insère basalement sur la face interne de l'angiocoxite. Le quatrième faisceau réunit la poche trachéenne à la base antérieure du colpocoxite (*r.s.c*^{1}). Enfin, la partie proximale antérieure du télopodite présente un muscle rétracteur (*r.a.t*) trachéo-colpocoxal, dont l'action est négligeable par suite de l'ankylose de l'articulation trachéo-télopodiale. En outre, il existe un muscle longitudinal (*l.v*)

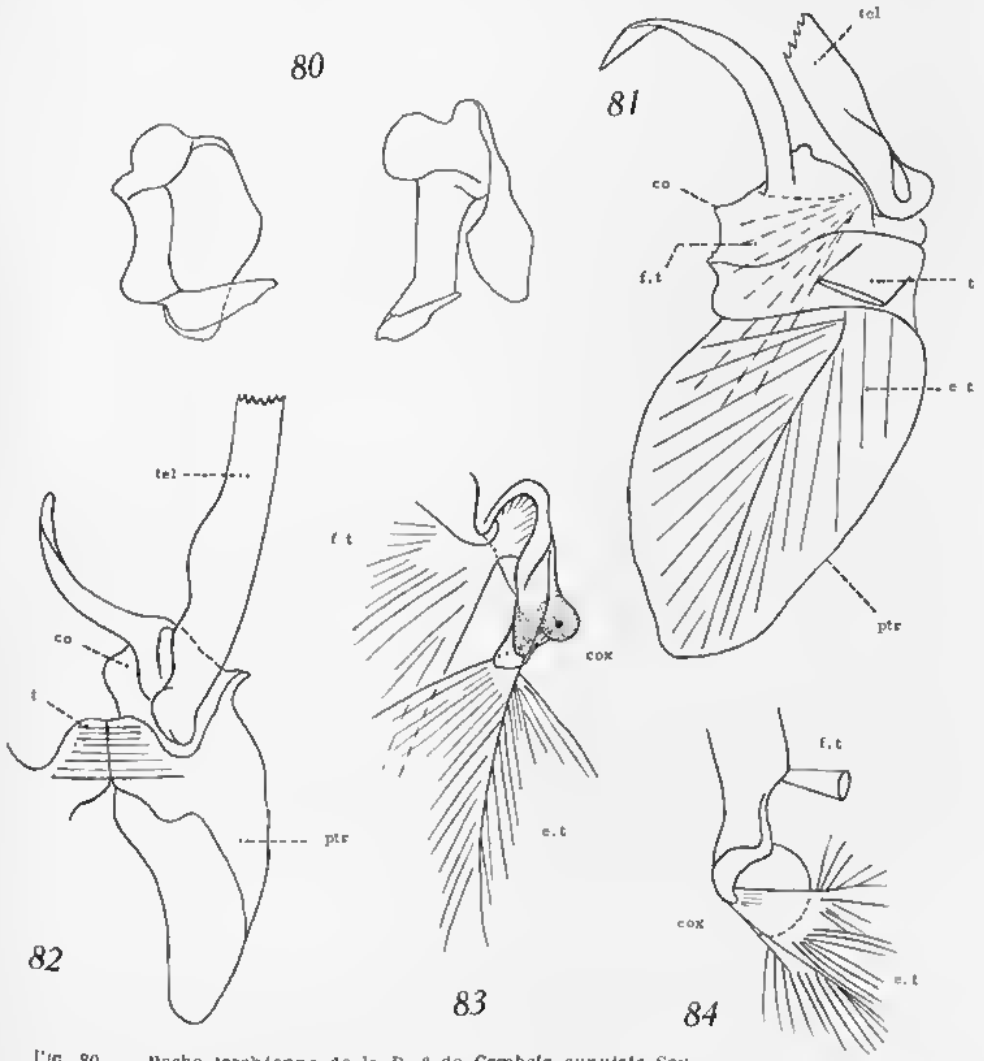


FIG. 80. — Poche trachéenne de la *P. 9* de *Cambala annulata* Say.
FIG. 81. — Musculature schématique des gonopodes de *Lysiopetalum carinatum* Brdt.
FIG. 82. — Musculature schématique des gonopodes de *Lysiopetalum carinatum* Brdt.
FIG. 83 et 84. — Complexe apodématique du télopodite des gonopodes de *Lysiopetalum carinatum* Brdt.

Source : MNHN, Paris

réunissant la poche trachéenne des gonopodes à la poche trachéenne de la 7e paire de pattes ambulatoires. Des muscles (*tc, tc'*) partent de la cavité interne du coussinet du colpocoxite et de la partie antérieure de la ceinture angiocoxale (base de la sclérification prégonopodiale *s.p.g* fig. 181) pour rejoindre la *P.* 7.

2. — *LYSIOPETALOIDEA*

Chez *Lysiopetalum* la poche trachéenne (*ptr*) est très large, repliée sur elle-même, et en partie fusionnée au coxoide (*co*) qui est surmonté d'une longue excroissance (fig. 80, 81, 82). Le télopodite (*tel*) possède une articulation fonctionnelle.

La musculature est très simple. On remarque un muscle transversal (*t*) de poche à poche, et deux faisceaux, extenseur (*e.t*) et fléchisseur (*f.t*) du télopodite (fig. 82, 83, 84). L'extrémité proximale de ce télopodite présente une apophyse (*cox*) sur laquelle vient s'insérer le large tendon du muscle (*e.t*) occupant la presque totalité de la cavité constituée par la poche trachéenne élargie (fig. 83, 84). Le

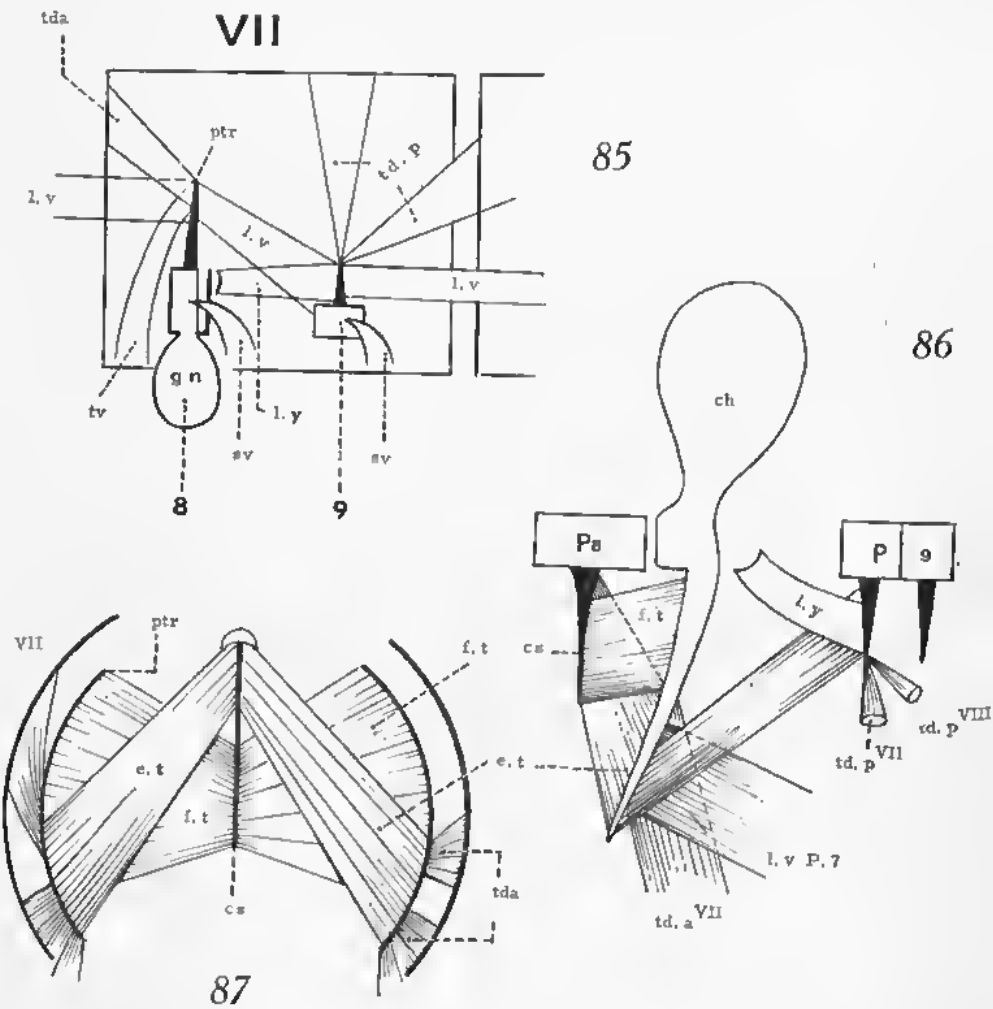


FIG. 85. — Musculature partielle schématique (côté droit, anneaux désarticulés) de la région gonopodiale de *Craspedosoma alemannicum* Verh. Chiffres romains : diplosegments; chiffres arabes : ordre de la paire de pattes.

FIG. 86. — Musculature schématique des gonopodes de *Craspedosoma alemannicum* Verh. Les deux paires d'appendices sont désarticulées et supposées étalées comme un livre ouvert.

FIG. 87. — Disposition schématique des muscles par rapport aux poches trachéennes et la cloison sagittale d'un Craspedosomide. VII : diplosegment.

Source : MNHN, Paris

second muscle (*f.t*) inséré, en partie, sur la poche trachéenne et en partie sur le coxoïde, aboutit dans une cavité de la base du télopodite.

3. — *CRASPEDOSOMOIDEA*

Macheiriophoron alemannicum Verh., *Polymicrodon polydesmoides* (Leach), *Craspedosoma alemannicum* Verh.

Chez les Craspedosomides, c'est la 8e paire de pattes qui constitue les gonopodes, la 9e est paragonopodiale. Les gonopodes présentent une grande cloison sagittale (*cs*) (fig. 86, 87). La poche trachéenne est soudée au télopodite en cheirite (*ch*). Chez *Craspedosoma* la 9e paire de pattes (paragonopodes) est une pièce impaire plus ou moins ornée appelée podosternite.

Gonopodes et paragonopodes (fig. 85) présentent, comme dans les pattes ambulatoires normales, les faisceaux musculaires trachéo-ventraux (*tv*) et sterno-ventraux (*sv*) habituels. Il existe également des faisceaux longitudinaux ventraux (*l.v*) reliant les poches trachéennes entre elles.

Les cheirites gonopodiaux ont une puissante musculature trachéo-angio-coxale; les muscles, au nombre de deux (*e.t*, *f.t* fig. 86, 87), croisés, prenant appui sur les poches trachéennes du cheirite, rejoignent la cloison sagittale. Cette cloison étant en croissant, les faisceaux sont très complexes et certaines fibres se rendent au colpocoxite. Nous retrouvons également ici les faisceaux (*tc.g*, *r.s.c*) de *Callipus*.

La paire de pattes 9 ne montre que deux faisceaux trachéo-coxaux faisant défaut lorsque los membres sont fortement atrophiés (*Craspedosoma alemannicum* par exemple) : un à chaque poche trachéenne pour chaque membre; mais il existe, en outre, un muscle (*l.y*) partant de chaque poche et aboutissant à la base d'une sclérification qui appartient, d'après H. W. Brölemann, au syncolpocoxite (fig. 85, 86).

B. — PROGONOPHORA

1. — *SPIROSTREPTOIDEA*

a) Spirostreptidae.

La 8e paire de pattes est gonopodiale; la 9e (Demange, 1959-1964), subsiste sous forme de sclérites plus ou moins bien définis (voir chapitre IV); elle est représentée surtout par une puissante musculature prenant assise sur des poches trachéennes semi-membraneuses.

Les gonopodes (fig. 88) sont constitués par deux pièces élevées formant gaine, les coxae (*co*), flanquées de paracoxites (*pa*) et d'un « télopodite (*tel*) » flagelliforme, logé dans la gaine coxale. La base du télopodite est renflée en une sorte de cuvette en demi-lune (*am* fig. 75, 76, 77) sur laquelle vient s'articuler la puissante poche trachéenne (*ptr*). Chez de nombreuses espèces cette formation est réduite à une simple languette.

Gonopodes (*P. 8*) (fig. 89, 90, 92).

a) Muscles d'origine trachéenne. — Il existe un ou deux faisceaux trachéo-dorsaux (*td.a*) s'insérant sur le phragma du diplosegment VII (un antérieurement, l'autre postérieurement), et sur la face dorsale de cet anneau. De plus, un large muscle transversal (*t*) réunit les deux poches trachéennes (*ptr*). Le développement de ce muscle est variable suivant les espèces; il se réduit à quelques fibres chez *Cladostreptus thalattophilus* Schub., *Mardonius piceus* Att. par exemple. De la poche trachéenne, partent plusieurs muscles très puissants : 1° un muscle (*tc.g*^{1}), toujours isolé, se rend à l'angle interne de la hanche et s'étale, chez de nombreuses espèces, sur la face antérieure et même la face postérieure (Odontopygidae notamment), 2° une grande nappe, variable suivant les espèces, mais dont les points d'attache sont toujours identiques, c'est-à-dire le paracoxite (muscle (*tc.g*^{2}) et le renflement ampullaire de la base télopodiale (muscle *r.a.t*) (fig. 90). Cette nappe se différencie en plusieurs muscles suivant le degré de coalescence de l'extrémité externe de l'ampoule télopodiale avec le paracoxite. Dans le cas d'indé-

Source : MNHN, Paris

pendance complète, la chitine mince et translucide séparant le paracoxite de l'ampoule a une grande surface permettant au télopodite des mouvements de haut en bas, de grande amplitude, et présente une sclérification en bandelette (*sb*) plus

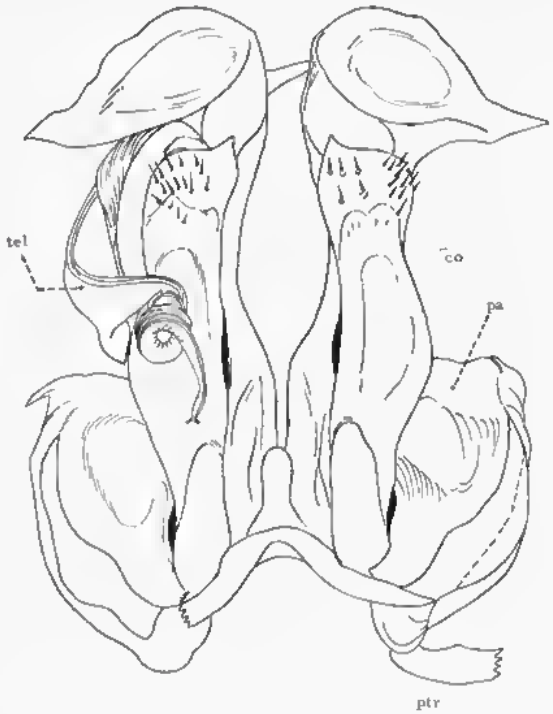


FIG. 88. — Gonopodes de *Helicogonus dentiger* Verh.

ou moins continue suivant les espèces (fig. 91). On peut alors reconnaître trois faisceaux (fig. 89, 90, 92) : un aboutissant à la face externe du paracoxite et même au sommet conique de celui-ci (*tc.g*^{3}), un sur la bandelette (*sb*) (*tc.g*^{3}) et un à la

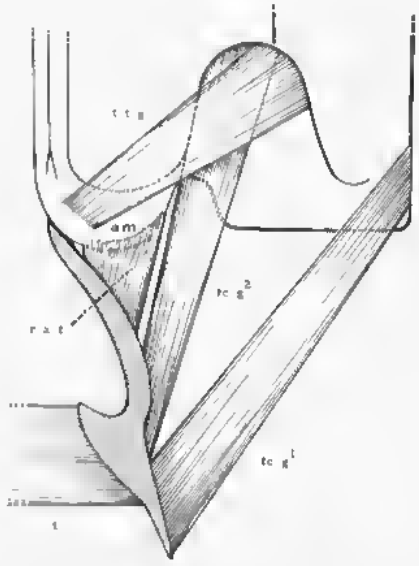


FIG. 89. — Musculature schématique des gonopodes désarticulés d'un Spirostreptidae. Le « télopodite » *tel.* est supposé rabattu sur la gauche de la figure.

Source : MNHN, Paris

base de l'ampoule (*am*) (*r.a.t.*). Ce dernier occupe tantôt tout le bord inférieur, tantôt un territoire limité à l'angle externe (*Graphidostreptus lugubris* Bröl., par exemple) (fig. 92). Dans les autres groupes les muscles sont confondus en une

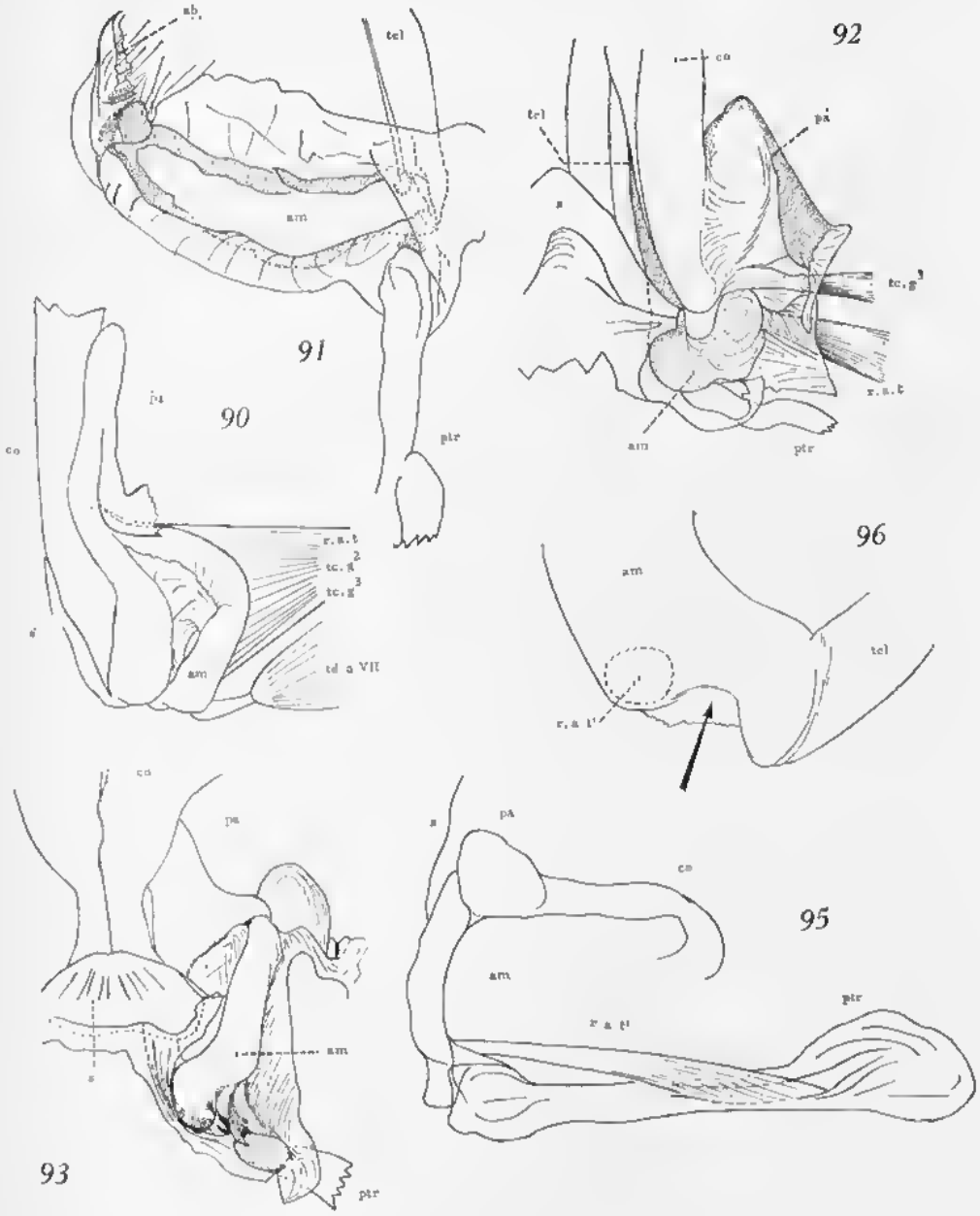


FIG. 90. — Points d'attache des muscles sur l'ampoule *am* des gonopodes de *Spirostreptus (Eumekius) olivaceus* Schub. Profil externe.

FIG. 91. — L'ampoule *am* et ses rapports avec le télopodite *tel* et la poche trachéenne *ptr* des gonopodes de *Scaphiostreptus fulgens* (S. et Z).

FIG. 92. — Base des gonopodes de *Graphidostreptus lugubris* Bröl., face rostrale. L'extrémité du sternite *(s)* est brisée pour montrer le télopodite *tel*.

FIG. 93. — Base des gonopodes de *Thyropisthus ostentatus* (Poc.) avec l'ampoule (*am*) et l'ankylose de son articulation avec la poche trachéenne *ptr* et le « parscoxite » *pa*, face rostrale.

FIG. 95 — Base des gonopodes de *Thyropisthus ostentatus* (Silv.) vue de profil pour montrer le muscle *r.a t'*.

FIG. 96. — Point d'insertion (cercles en tirets) du muscle *r.a.t'* dans la région articulaire ankylosée : ampoule (*am*) - poche trachéenne. Celle-ci n'est pas représentée et seul a été conservé un lambeau chitineux (flèche).

Source : MNHN, Paris

nappe continue insérée sur le bord inférieur de l'ampoule (*am*) (fig. 90) et l'angle externe du paracoxite (*pa*). Chez certaines espèces, les dernières fibres aboutissant au paracoxite semblent manquer (*Cladostreptus castaneus* Schub., *Cladostreptus thalattophilus* Schub., par exemple) mais la soudure est si complexe, et les replis si nombreux, qu'il est possible qu'elles aient échappé à notre observation.

En résumé, on trouve un muscle trachéo-coxal et trois muscles poche-ampoule, poche-pont chitineux, poche-paracoxite, ces derniers souvent confondus en une seule nappe.

b) Muscles ampoule-coxite. — Le bord de l'ampoule télopodiale supporte une nappe musculaire (*t.t.g*) qui parfois se divise en deux faisceaux, chez *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch) entre autres, et s'attache au bord supérieur du paracoxite, le long de sa sinuosité.

c) Muscles longitudinaux. — Comme dans les paires de pattes ambulatoires normales, il existe aussi des faisceaux longitudinaux ventraux (*l.v*), reliant entre elles les poches trachéennes, y compris celles de la *P. 9* presque invisibles.

d) Muscles trachéo-latéraux et dorso-latéraux. — Ajoutons, pour terminer, que l'on rencontre des faisceaux particuliers sur la poche gonopodiale. Ces muscles sont, en général, de deux sortes; latéraux et dorso-latéraux. Leurs points de départ se situent, pour les premiers, au bord latéral externe de l'angle de la poche, pour les seconds, à l'angle lui-même. Tous s'insèrent dans le diplosegment VI (Odontopygidae, Spirostreptidae).

b) Harpagophoridae.

Les gonopodes des représentants de cette famille sont particuliers notamment par le fait que la pièce proximale du télopodite (ampoule *am*) est soudée au paracoxite (*pa*). L'ampoule se situe face antérieure. Elle est visible, dans sa totalité, face rostrale (fig. 93).

La musculature est, dans l'ensemble, identique à celle de la famille des Spirostreptidae (fig. 94), mais les faisceaux poche trachéenne-ampoule (*r.a.t*) et

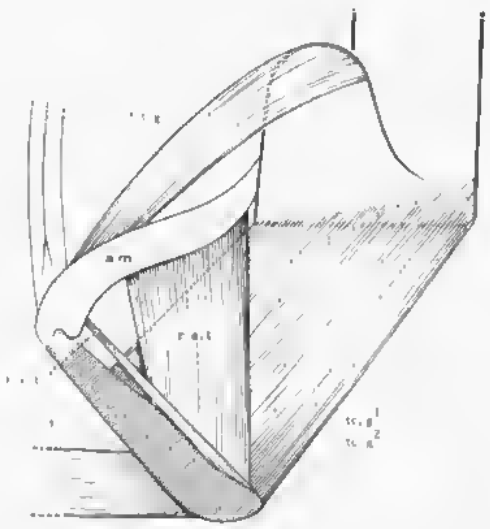


FIG. 94. — Musculature schématique des gonopodes d'un Harpagophoridae. Pour la simplification du dessin les muscles coxaux *tc.* et *tc. g*¹ et *tc. g*² ont été réduits à ce niveau du coxoïde.

poche trachéenne-paracoxite (*tc.g*²) ne forment qu'un seul et même muscle chez *Thyropisthus ostentatus* (Silv.). Chez *Trigonostreptus weberi* (Poc.), ce muscle est logé entièrement dans l'ampoule. En outre, il existe un faisceau très ténu (*r.a.t'*) partant également de la poche trachéenne et aboutissant à proximité de l'articulation de la poche trachéenne au niveau de l'ampoule (fig 95, 96). Ce muscle n'existe pas chez les Spirostreptidae et Odontopygidae. Les muscles

Source : MNHN, Paris

trachéo-coxaux qui sont tous deux individualisés chez Spirostreptidae, sont confondus ici en une seule nappe entourant la base des coxites.

2. — *POLYDESMOIDEA.*

Les gonopodes des Polydesmides conservent, dans une certaine mesure, la physionomie générale d'une paire de pattes (fig. 97). Ils se trouvent logés dans une fenêtre du diplosegment VII, qui est en anneau.

La musculature est relativement simple, comparée à ce qui a déjà été vu. Il existe deux faisceaux trachéo-dorsaux et dorso-latéraux (*td.a*) (fig. 98), ainsi qu'un muscle puissant partant du flanc de l'anneau (*sd*) et rejoignant la membrane translucide liée à l'angle latéral des hanches gonopodiales (fig. 99). Chez *Polydesmus*, on trouve deux muscles croisés au lieu d'un seul (*sd*).

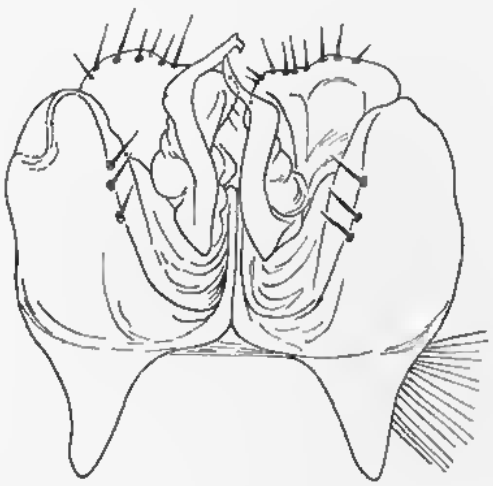


FIG. 97. — Gonopodes de *Polydesmus angustus* Latz.

Chez les Polydesmoides, la poche trachéenne est soudée à la hanche en un complexe trachéo-coxal volumineux, contenant plusieurs muscles puissants. Les poches trachéennes situées latéralement (*ptr*) (fig. 100) sont toutefois bien délimitées par un sillon visible sur la face antérieure. Du côté interne, il existe des baguettes venant en contact entre les coxoïdes (*co*) de la paire d'appendices. Au niveau de la poche on remarque, chez beaucoup d'espèces, un large stigmate (*st*) qui n'avait jamais été signalé jusqu'ici, à notre connaissance. Sur la face postérieure, aucune trace visible de bride trachéenne.

a) La musculature du complexe trachéo-coxal présente deux faisceaux partant de la base et de la face externe du coxite (*f.t*^{1}, *f.t*^{2}, fig. 101, 102, 103); ces muscles s'insèrent, après croisement, sur des apophyses du télopodite qui porte la rainure séminale (fig. 104). Un troisième muscle (*e.t*) prend appui sur la poche trachéenne et s'insère sur la face antérieure de la base du télopodite. Un quatrième (*r.c*, fig. 101-102-103, 105) prend naissance sur la poche trachéenne et s'attache à la base du crochet coxal (*cc*), situé à l'extrémité interne du coxite près du télopodite. Un autre muscle (*r.c*^{2}, fig. 102, 103) rejoint également le crochet coxal mais débute à la face antérieure du coxite. Dans le télopodite lui-même, il n'a pas été trouvé de muscles.

b) Comme chez les autres groupes, il existe un large muscle transversal (*t*, fig. 101) qui s'attache, face rostrale de la hanche, de part et d'autre, sur une pointe latérale correspondant à la portion amincie de la bride trachéenne. Chez *Polydesmus angustus*, chaque hanche présente un large tendon, un peu en dessous du crochet coxal, sur lequel s'insère le muscle (*t*) (fig. 101). La pointe trachéenne distale n'est pas le support du transversal contrairement à la disposition habituelle.

Source : MNHN, Paris

c) Deux muscles longitudinaux ventraux (*l.v*, fig. 98, 101) partent de chaqu poche trachéenne et s'étalent en éventail sur la poche trachéenne de la 9e pair de pattes ambulatoire.

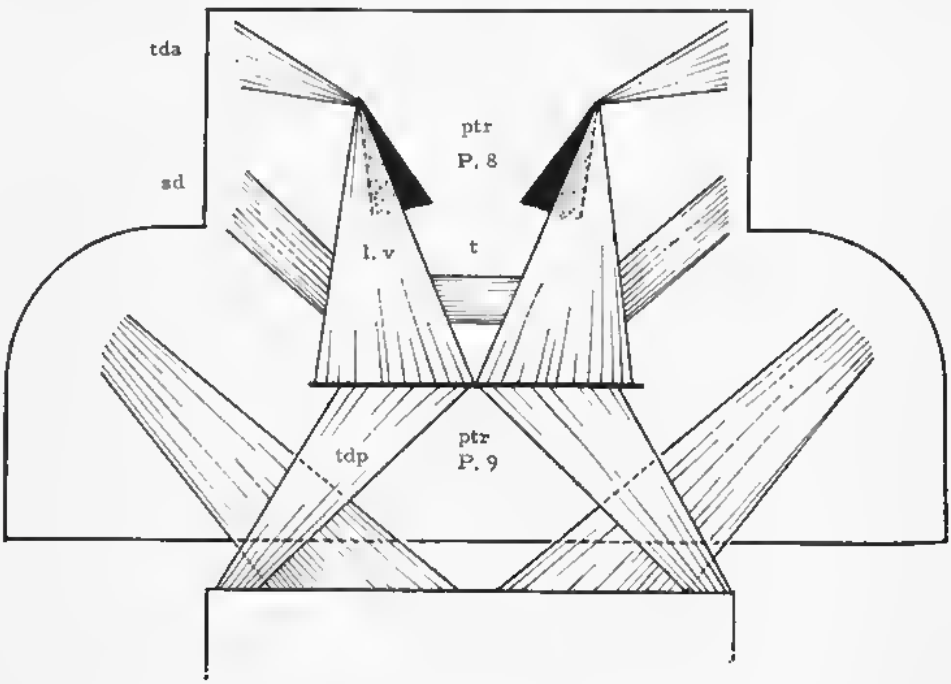


FIG. 98. — Musculature partielle schématique des gonopodes et des *P. 9* de *Oxydesmus granulosus* (Pal.), vue de dessus, tergites enlevés. Abréviations, page 185.

C. — ANOCHETA

1. — *SPIROBOLOIDEA.*

Dans ce groupe, les deux paires de pattes sont transformées en organes copulateurs et leur morphologie est très complexe.

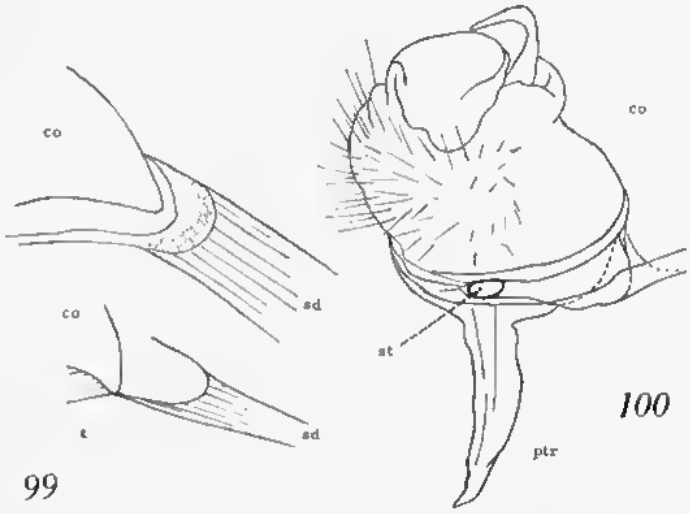


FIG. 99. — Attaches des muscles sterno-dorsaux (*sd*) et transversaux à la base des hanches des gonopodes de *Oxydesmus granulosus* (Pal.).

FIG. 100. — Coxoïde et poche trachéenne d'un gonopode de *Oxydesmus* sp. face rostrale, montrant la trace de l'invagination stigmatique.

Source : MNHN, Paris

La 8e paire de pattes, très volumineuse, est constituée de trois parties (fig. 106, 107) : un trachéo-sternite (*trs*), un coxoïde (*co*), un fémoroïde (*fe*). La poche trachéenne, courte et large est entièrement soudée au sternite triangulaire, volumineux, par une pièce rectangulaire souvent bien individualisée, le trachéo-sclérite (*tsc*). A la face postérieure, s'articule une bride trachéenne (*bt*) subho-

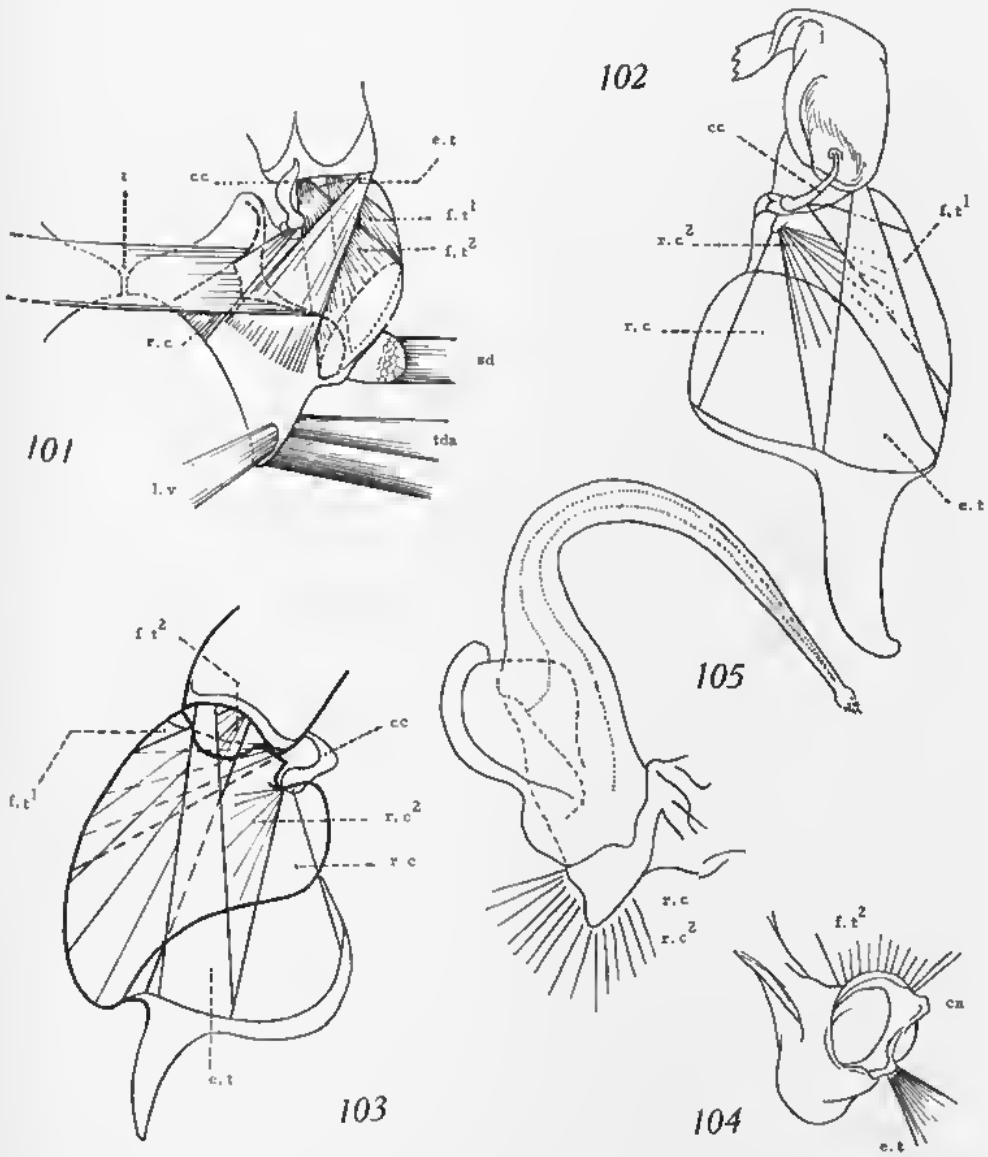


FIG. 101. — Musculature schématique des gonopodes de *Polydesmus*. Abréviations, page 185.

FIG. 102. — Musculature schématique d'un gonopode d'*Oxydesmus*, profil externe. Abréviations, page 185.

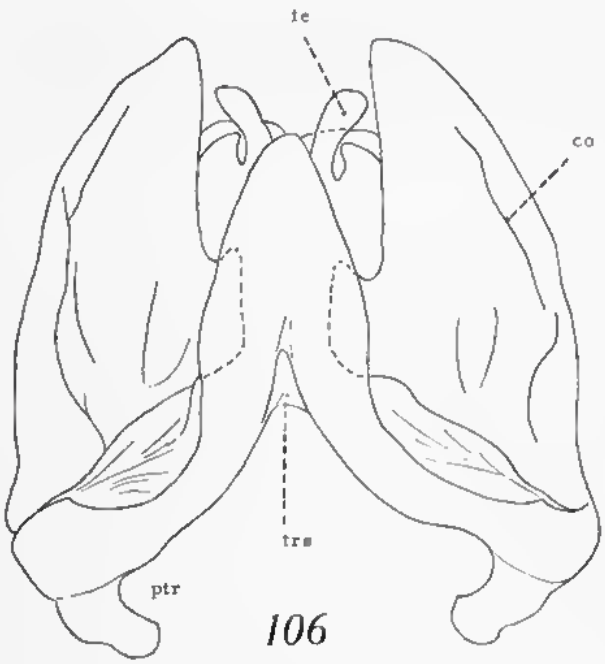
FIG. 103. — Musculature schématique d'un gonopode d'*Oxydesmus*, vue de la face antérieure.

FIG. 104. — Point d'insertion sur l'apophyse de la base du « télopodite » de *Polydesmus angustus* Latz.

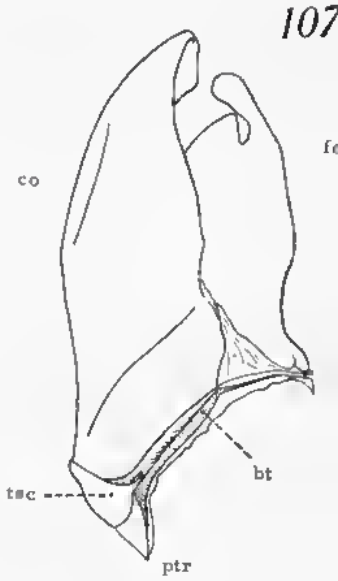
FIG. 105. — Crochet coxal de *Oxydesmus granulosus* (Pal.).

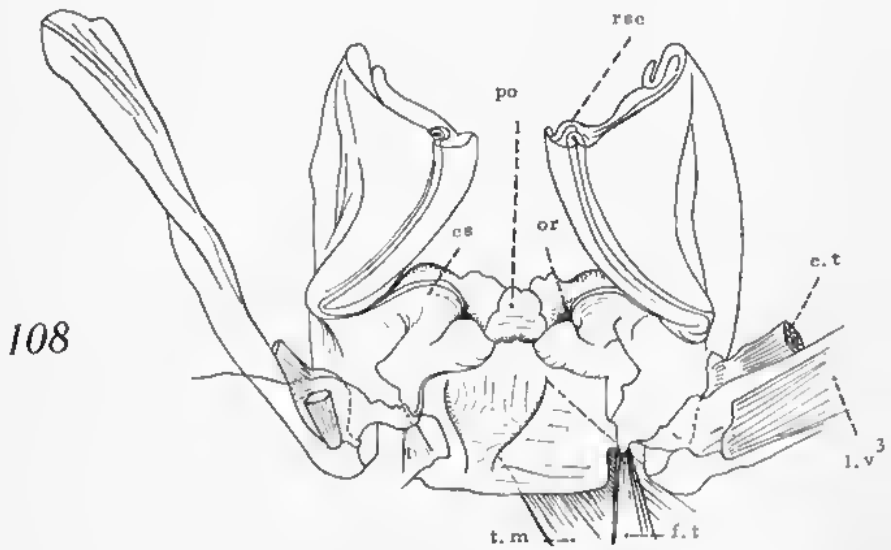
rizontale. Souvent cette bride est intimement liée au trachéo-sternite (*tsc*, fig. 107). Le coxoïde (*co*) est subtriangulaire, constitué par deux feuillets laissant entre eux une gouttière dans laquelle s'articule le fémoroïde (*fe*).

Source : MNHN, Paris



106





108

FIG. 106. — Gonopodes des *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl Abréviations, page 183

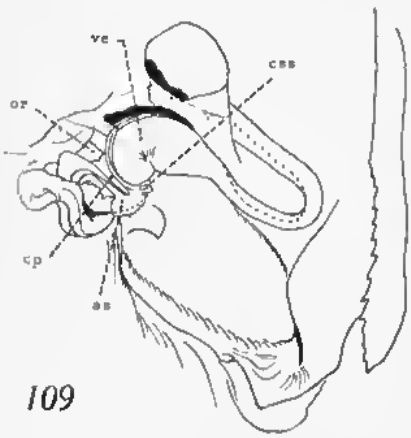
FIG. 107. — Coxoïde isolé des peltogonopodes de *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl., pou montrer la baguette trachéenne (*bt*) et le fémoroïde (*f*).

FIG. 108. — Base des gonopodes de *Pachybolus laminatus chevallieri* Brôl. Abréviations page 185.

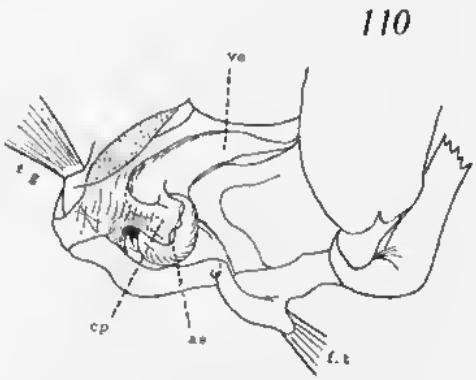
La 9e paire de pattes, plus ou moins flagelliforme, en tout cas longue e étroite, s'abrite dans la gouttière coxale. Sa base (fig. 108), recourbée en crochet forme deux excroissances sphériques (*cs*) reliées entre elles par un pont étroi (*po*). Ces excroissances sont rattachées à la base du coxoïde de la paire d pattes 8 par une chitine souple. La rainure séminale (*rse*), constituée par u repli subcylindrique de la paroi du membre, se termine dans une vésicule (*ve*) e forme d'outre (fig. 109, 110). A côté de cette vésicule, il existe une ampoule (*as* constituée par un sclérite concave d'une part, et par la paroi du canal prosta tique (*cp*), d'autre part. Cette formation est curieuse, car il existe deux orifice dont le principal (*or*) s'ouvre *directement à l'extérieur* de l'organe à la base d

Source : MNHN, Paris

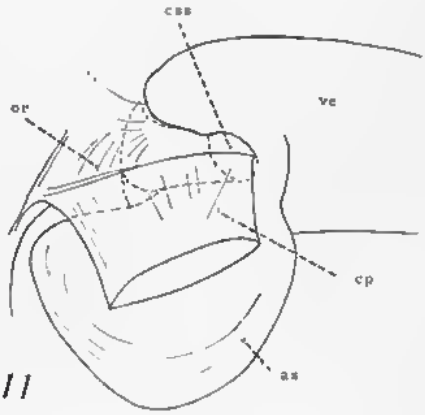
membre (fig. 108, 109, 111). Le second (*css*), très petit, fait communiquer le canal prostatique avec la première vésicule (*ve*) par l'intermédiaire de l'ampoule (*as*) (fig. 109, 111). Les produits de sécrétion de la glande se déversent donc directement



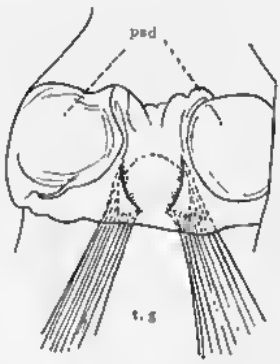
109



110



111



112

FIG. 109 et 110. — Complexe séminal des gonopodes de *Pachybolus laminatus chevaltieri* Bröl. Abréviations, page 185.

FIG. 111. — Le canal prostatique, l'ampoule et le complexe séminal de *Pachybolus laminatus chevaltieri* Bröl.

FIG. 112. — Musculature des sclérifications proximales des gonopodes de *Pachybolus laminatus chevaltieri* Bröl.

à l'extérieur par l'orifice principal, mais ils s'accumulent également dans l'ampoule, qui constitue, en quelque sorte, un réservoir, avant de pénétrer dans la vésicule. Le complexe ampoule-vésicule peut être qualifié de séminal. Jusqu'ici, cette formation n'avait pas été étudiée en détail et les orifices glandulaires étaient mal situés.

Signalons, pour terminer, que cette région est protégée par une paire de disques sclérifiés (*psd*) (fig. 112) et que les poches trachéennes viennent s'y articuler.

Le fonctionnement de ce complexe, en l'absence de stylet prostatique semblable à celui des Spirostreptidae, ne peut s'expliquer que par l'action des deux paires de faisceaux musculaires, dont l'une aboutit à la base de la scléritisation discoïde (*psd*) (*t.g*) et l'autre à la base des sclérifications de surface (*tm*) (fig. 108, 113). L'action conjuguée de ces muscles, en étirant et relâchant la chitine, produit une sorte de massage de l'appareil séminal qui, joint à la pression de sécrétion, aide au cheminement des sécrétions dans le canal spermatique.

BIBL. MUSEUM D'H. T. NATUR.

Source : MNHN, Paris

a) **Pachybolides.**

Musculature basée sur *Pachybolus laminatus chevallieri* Bröl.

Peltogonopodes (*P. 8*). (Fig. 113).

Un ou plusieurs muscles trachéo-dorsaux (*td.a*) dans le diplosegment VI généralement insérés en avant du prophragma. La poche gonopodiale est relié à l'anneau par plusieurs faisceaux musculaires s'étsndant également à la bas des organes. De la poche trachéenne, très courte, partent des muscles (*ev*) étalé en éventail sur la chitine souple de la poche gonopodiale. Un faisceau rejoin le sternite (fig. 113). Naissant de la poche trachéenne, un ou deux muscles (*f.c*

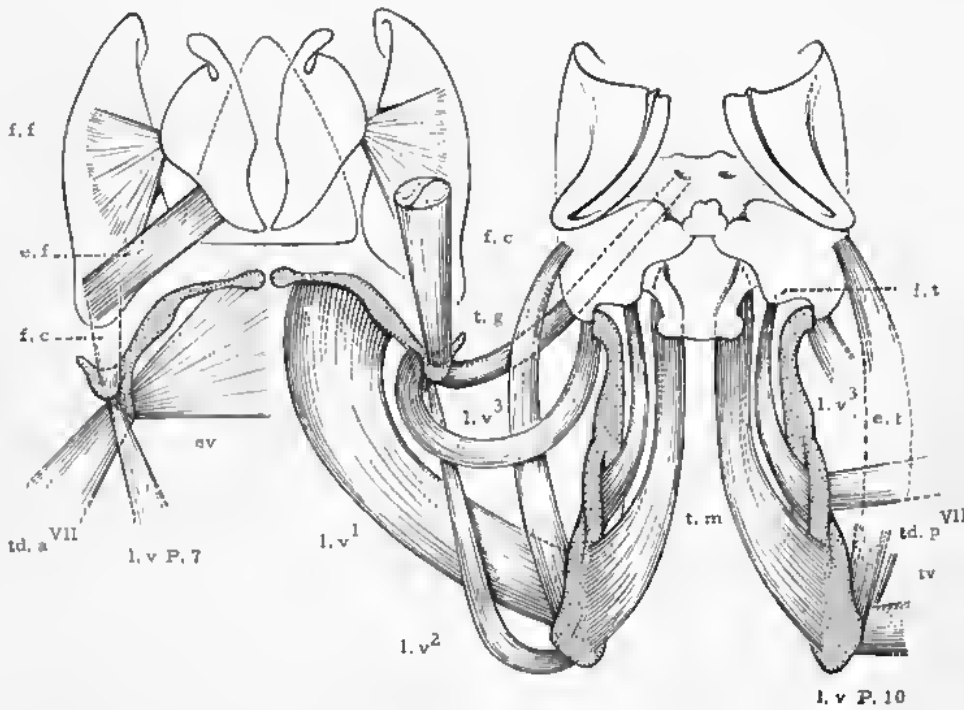


FIG. 113. — Musculature schématique de peltogonopodes (*P. 8*) et des gonopodes (*P. 9*) d *Pachybolus laminatus chevallieri* Bröl. Les deux paires d'appendices sont désarticulées et suppo sées étalées comme un livre ouvert. Abréviations, page 185.

rsjoignent le milieu de la gorge du coxoïde (paroi interne) (fig. 113, 114). C même coxoïde renferme deux faisceaux musculaires (*f.f* et *e.f*) plus ou moin insérés à la base du fémoroïde. Ce sont des fléchisseur et extenseur.

Chez *Neptunobolus hogei* Schub., le système est plus complexe (fig. 115). Deu faisceaux partant de la poche trachéenne (*f.c.*) (couche superficielle), très souven réunis en une seule masse, comme chez *Spirobolus*, rejolgnent la paroi intern de la gorge. Un autre faisceau, partant du trachéo-sclérite, s'attache à la bas du coxoïde (*f.c*^{2}). Celui-ci renferme un muscle en éventail (*f.f*^{1}) s'insérant sur l fémoroïde et deux autres muscles plus profonds (*f.f*^{2}, *e.f*) insérés sur de petite apophyses en haut et en bas de la portion du fémoroïde enfoncée dans le coxoïd

Chez *Seychellobolus dictyonotus* (Latz), les deux muscles de la base d coxoïde, tout en partant des mêmes points, poche trachéenne, trachéo-sclérite aboutissent tous deux à une apophyse coxale puissante.

Il existe un muscle trachéo-ventral (*tv*) et généralement deux trachéo dorsaux (*td.a*) se rendant aux diplosegments VII et VIII, en arrière du pro phragma VIII et en avant de ce même phragma.

Gonopodes (*P. 9*). (Fig. 113.)

La musculature est beaucoup plus complexs et s'attache à la base d membre ou à son voisinage (fig. 113, 116, 117). On remarque deux faisceaux par

Source : MNHN, Paris

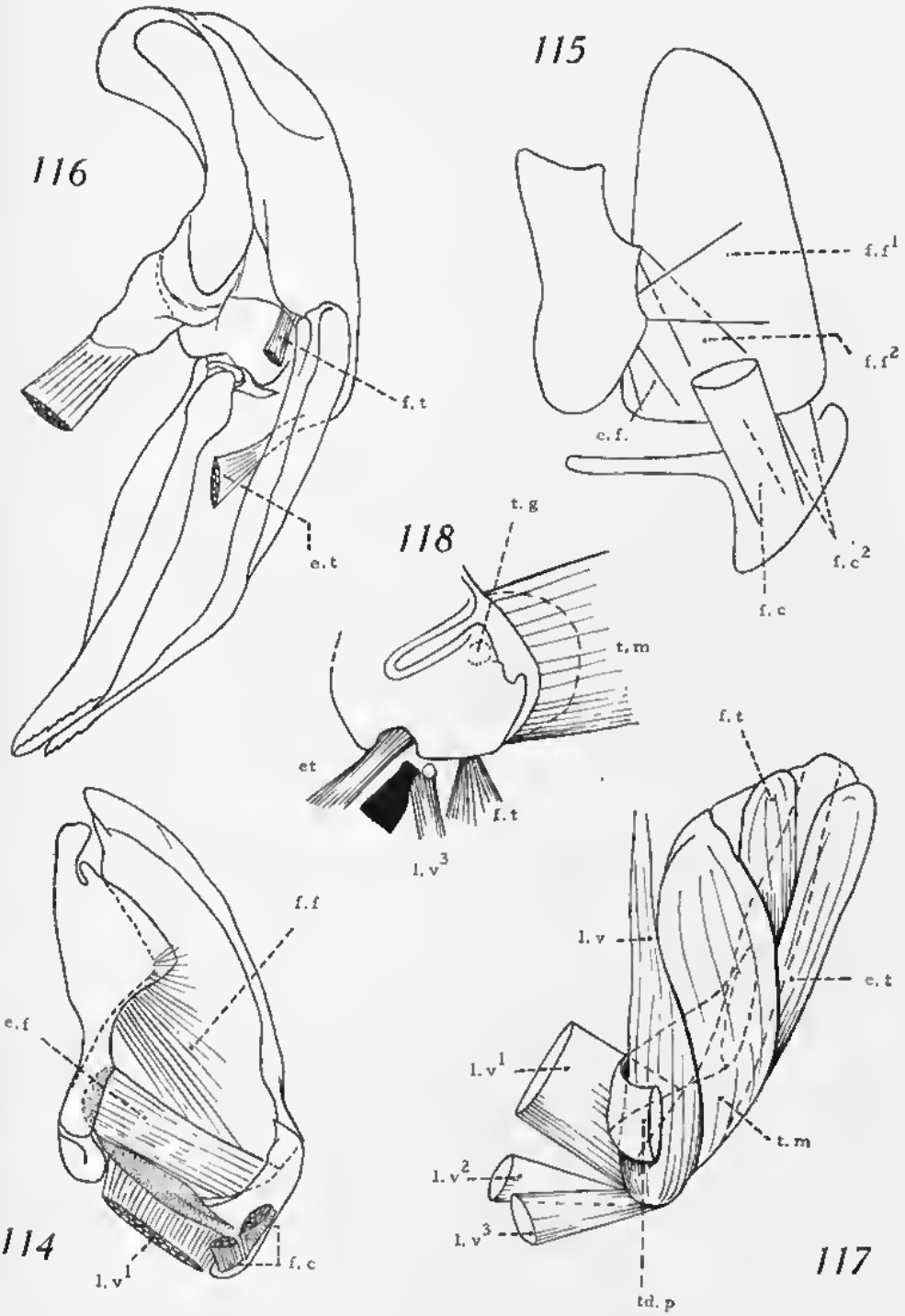


FIG. 114 — Musculature semi-schématique du coxoïde et du fémoroïde ouverts des pelio-gonopodes de *Pachybolus laminatus chevalieri* Brölemann. Abréviations, page 185.

FIG. 115. — Musculature partielle schématique du pelogonopode droit de *Neplunobolus hogei* Schubart. Abréviations, page 185.

FIG. 116. — Attaches musculaires de la base des gonopodes de *Spirobolus marginatus* Say.

FIG. 117. — Muscles gonopodiaux, en place, chez *Spirobolus tegulatus* Voges.

FIG. 118. — Attaches musculaires schématiques de la base des gonopodes chez *Pachybolus laminatus chevalieri* Brölemann.

Source : MNHN, Paris

tant de la poche trachéenne et rejoignant la base de l'appendice (*e.t, f.t*) de part et d'autre de l'articulation avec la poche trachéenne. Un troisième muscle, très puissant, débutant à la poche trachéenne, aboutit à la base des gonopodes (*t.m*) au niveau des sclérifications subcirculaires où son insertion détermine une invagination en entonnoir (fig. 108).

La musculature longitudinale ventrale est très complexe (fig. 113, 117). On peut distinguer :

A) les faisceaux classiques réunissant les poches trachéennes entre elles (*l.v, l.v*^{1}, *l.v*^{2}), y compris celles des *P. 7* et *P. 10*;

B) des faisceaux particuliers aboutissant, l'un à la base de l'organe (*t.g*), l'autre à la poche trachéenne des *P. 9* (*l.v*^{3}) à cheval sur l'articulation.

a. Les muscles longitudinaux classiques qui partent, dans les peltogonopodes, soit de toute la longueur de la bride trachéenne (*l.v*^{1}), soit de la poche trachéenne elle-même (*l.v*^{2}). Toutefois, chez *Seychellobolus dictyonotus* (Latz.), le muscle

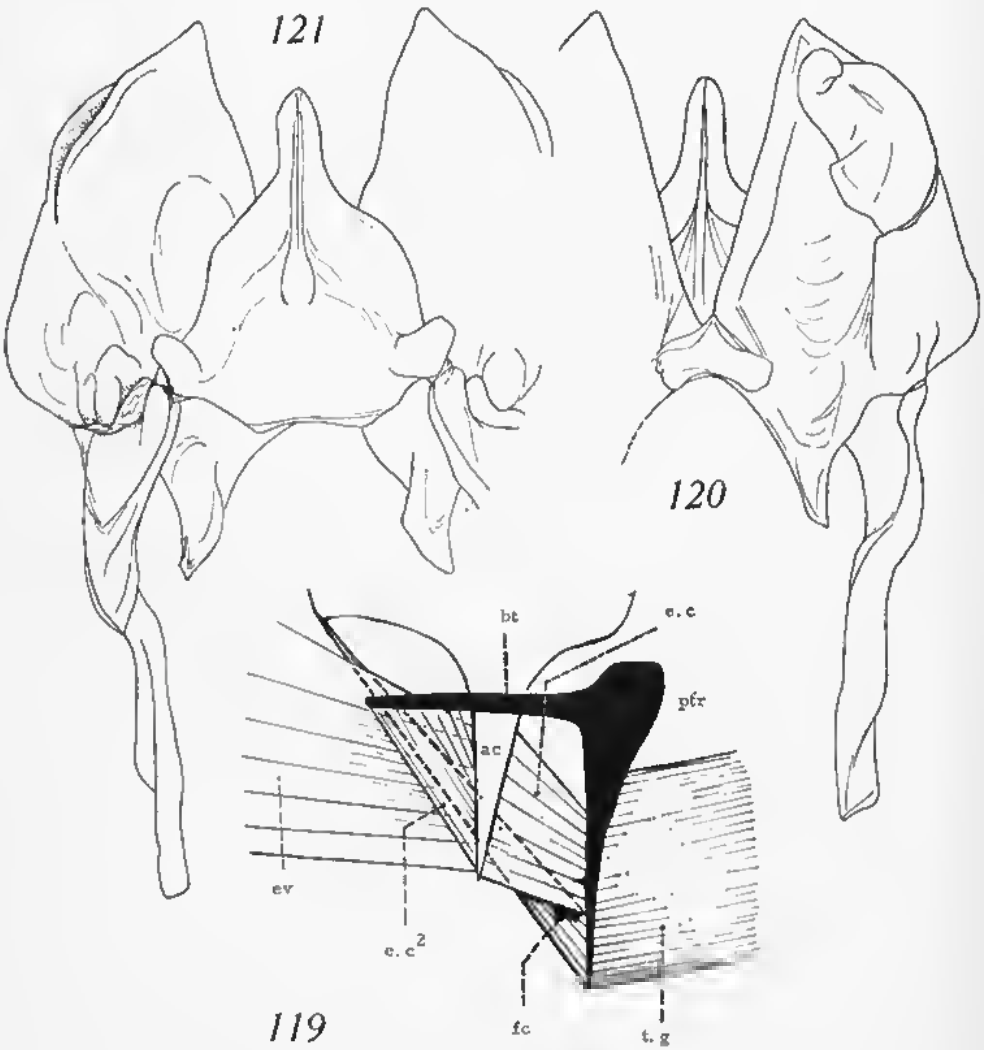


Fig. 119. — Musculature de la base du peltogonopode chez *Eurelus soleatus* (Cook). Abréviations, page 185.

Fig. 120. — Peltogonopodes de *Rhinocricus nodulipes* Schub., face caudale.

Fig. 121. — Peltogonopodes de *Rhinocricus nodulipes* Schub., face orale.

Source : MNHN, Paris

correspondant à (*l.v*^{1}) de *Spirobolus* prend naissance sur une excroissance volumineuse, et chez *Neptunobolus hogei* Schub., ce même muscle débute à l'extrémité de la bride trachéenne, alors que c'est le muscle (*l.v*^{3}) qui occupe toute la longueur de cette baguette. Chez cette espèce, on observe donc l'inverse de *Pachybolus laminatus*.

b. La deuxième catégorie de muscles comprend deux faisceaux. Le premier (*l.v*^{3}) est inséré sur la baguette trachéenne de *P. 8* et sur la poche elle-même. Il aboutit à la poche gonopodiale, au niveau de son insertion sur la poche trachéenne de la *P. 9*, s'étendant sur cette poche elle-même et sur le bord de l'organe (fig. 113, 118). Le second faisceau (*t.g*) prend naissance dans le creux de la poche trachéenne des peltogonopodes (*P. 8*) et vient aboutir sur la chitine souple et transparente à la base des deux sclérifications subcirculaires (*psd*) rabattues sur le complexe séminal (fig. 112, 113, 118). Leur insertion détermine des dépressions en entonnoir de la chitine molle.

Cette musculature reste la même dans tout le groupe des Spirobolides, avec quelques variantes (dédoublement, par exemple).

Etant donné l'unité de plan constatée, il était utile de reprendre l'étude de R. L. Hoffman et B. S. Orcutt (1). On retrouve chez *Eurelus soleatus* Cook, espèce voisine de *Atopetholus angelus* Chamb., objet de la monographie de ces auteurs, une musculature gonopodiale en tous points semblable à celle de *Spirobolus* : trois muscles (fig. 119) partent de la poche trachéenne (*ptr*) (baguette (*bt*) non comprise); l'un se rend aux gonopodes (*t.g*), les deux autres au coxoïde (le premier s'insère sur l'apophyse coxale (*ac*) (muscle *e.c*), le second (*f.c*) à la base du coxoïde, près de l'articulation). D'autre part, de l'apophyse coxale (*ac*) part un faisceau (*e.c*^{2}) rejoignant la bride trachéenne (*bt*). Les deux apophyses, trachéenne et coxale, sont très proches l'une de l'autre et peuvent être facilement confondues, ce qui expliquerait la divergence de nos conclusions et de celles de Hoffman et Orcutt.

b) Rhinocricus.

Peltogonopodes (*P. 8*). (Fig. 120, 121).

Il existe plusieurs séries de trachéo-dorsaux, ventraux et latéraux (fig. 122) : un muscle trachéo-ventral (*t.v*) allant à la lèvre du diplosegment VI; un ou deux faisceaux (*t.v*) à la lèvre du diplosegment VII; un ou plusieurs faisceaux trachéo-dorso-latéraux (*td*) au diplosegment VII; un faisceau trachéo-dorsal (*td*) au diplosegment VII. On remarque, en outre, deux muscles rejoignant le coxoïde : le premier (*f.c*) court, postérieur, aboutit à l'extrémité d'une apophyse coxale (*ac*) triangulaire; le second (*e.c*), plus long, atteint le bord antérieur du coxoïde, près du sternite (fig. 122, 123). L'apophyse coxale supporte deux muscles qui, suivant les espèces, sont plus ou moins confondus : un transversal (*t*) d'apophyse à apophyse et un oblique (*os*) aboutissant sous le sternite. Ils sont homologues au muscle en éventail (*ev*) de *Spirobolus*. Le coxoïde renferme un rétracteur (*f.f*) et un extenseur (*e.f*) du fémoroïde.

Les longitudinaux ventraux sont au nombre de trois : un faisceau réunissant les poches trachéennes des *P. 8* et *P. 9* (*l.v*^{3}); un muscle débutant au niveau de l'articulation trachéo-coxale de *P. 8* (*l.v*^{1}) et aboutissant à l'extrémité de la poche trachéenne de la *P. 9*; enfin, de l'extrémité de la poche trachéenne des peltogonopodes (*P. 8*) part un muscle (*t.g*) allant s'insérer sur la chitine souple en avant des gonopodes.

Gonopodes (*P. 9*).

Un trachéo-dorsal postérieur (*td.p*) se rendant au prophragma du diplosegment VIII, part de la base de la poche trachéenne au niveau de l'articulation de cette dernière avec l'appendice. Un trachéo-dorsal (*td.p*) part de l'extrémité

(1) Très aimablement R. L. Hoffman nous a communiqué *Eurelus soleatus* Cook et nous l'en remercions très vivement.

Source : MNHN, Paris

de la poche trachéenne et rejoint la partie dorsale du diplosegment VII. Enfin un trachéo-ventral (*tv*) va à l'ouverture du diplosegment VII et un trachéo-dorsal postérieur s'insère dans le même anneau. Comme chez *Spirobolus* deux faisceaux rétracteur et extenseur (*f.t* et *e.t*) du membre (voir aussi fig. 123).

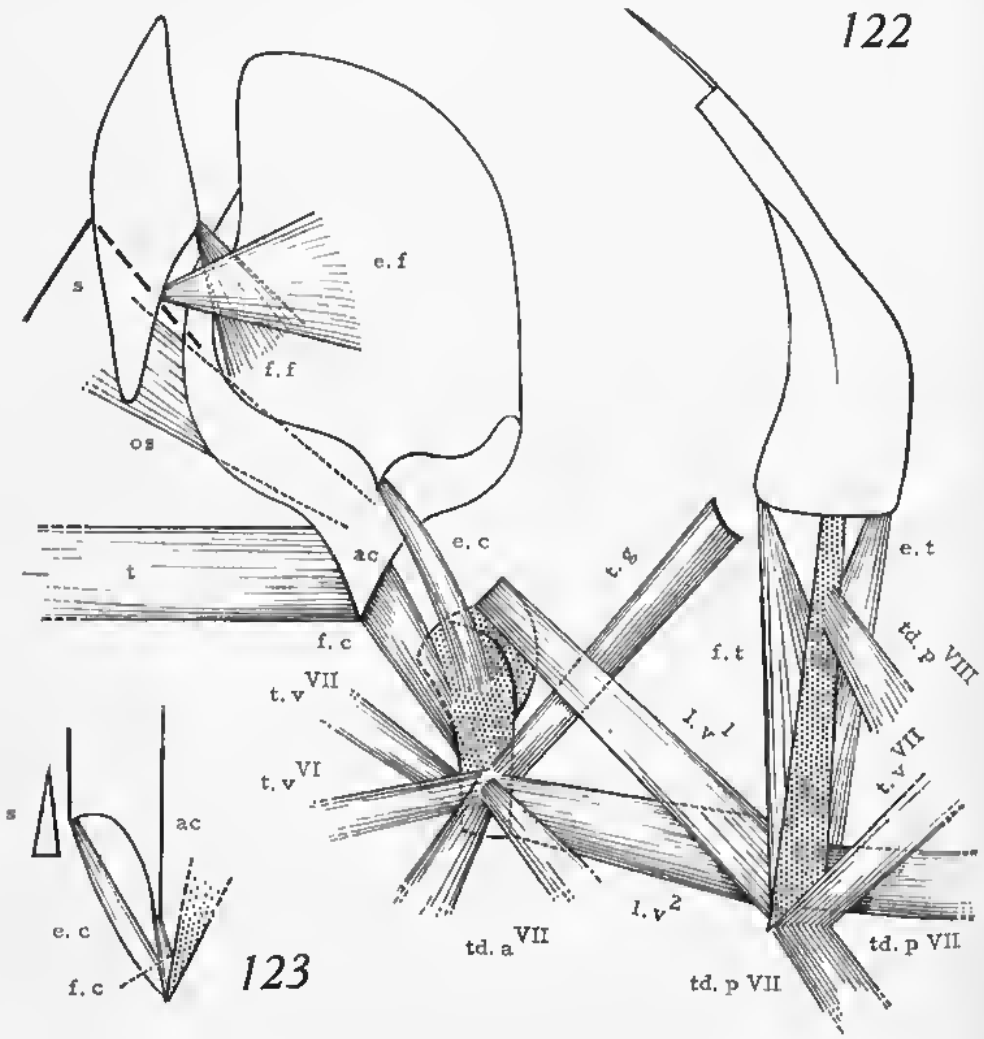


FIG. 122. — Musculature schématique des pattes copulatrices de *Rhinocricus*. Les deux paires d'appendices sont supposées étalées comme les pages d'un livre ouvert.

FIG. 123. — Détail de la base d'un peltogonopode avec son apophyse du coxoïde (*ac*).

Comme pour les pattes ambulatoires, les muscles longitudinaux ventraux se continuent jusqu'aux poches trachéennes des *P. 7* et des *P. 10*.

On observe quelques variations suivant les espèces comme la disparition des muscles longitudinaux *l.v*[2], et la non individualisation des faisceaux transversaux et sternaux. Notons que les muscles fléchisseurs et extenseurs du coxoïde (coxo-télopodiaux) des peltogonopodes sont identiques à ceux des *Eurelus* par la présence de l'apophyse coxale.

La musculature, tout en respectant le plan général, est donc beaucoup plus simple et parfois mieux individualisée. Dans le genre *Rhinocricus*, par exemple, on ne retrouve pas certains transversaux des Spirobolides, ni trachéo-coxaux des gonopodes.

Source : MNHN, Paris

2. — *CAMBALOIDEA*.

La position systématique de ce groupe est assez controversée et sa valeur parfois mise en doute.

Les deux paires de pattes sont transformées en organes copulateurs dans la famille des Cambalidae, chez laquelle la *P. 8* possède un flagellum. Chez les Pseudonannolenidae la 9e paire de pattes est rudimentaire, comme chez les Spirostreptidae.

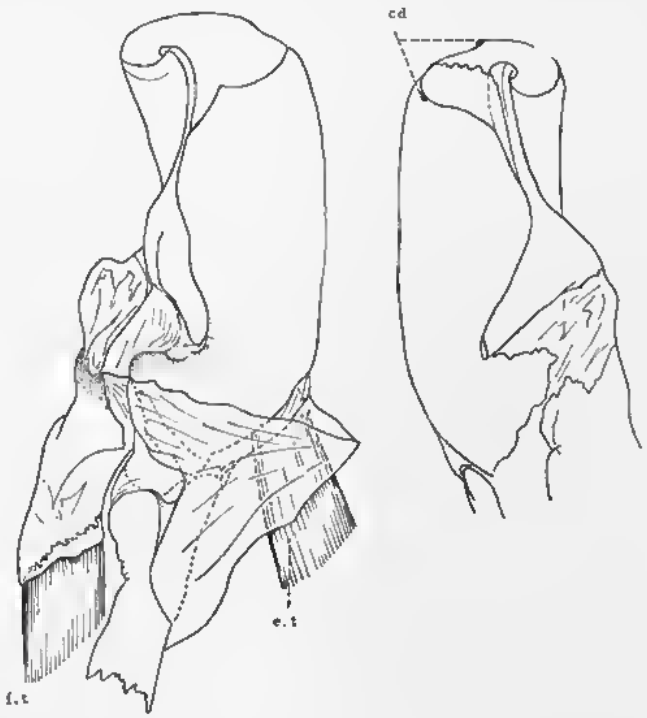


FIG. 124. — Base d'un gonopode de *Rhinocricus nodulipes* Schub. On remarque les deux condyles articulaires (*cd*) et les deux muscles *f.t*, *e.t* schématisés.

a) **Cambalidae.**

La 8e paire de pattes présente des poches trachéennes, soudées entre elles au niveau des deux coxoïdes, subtriangulaires qui sont munis d'un fémoroïde de taille variable et d'un long flagellum renflé en ampoule à la base. La 9e paire de pattes présente des poches trachéennes extrêmement complexes, soudées à une bride enroulée sur elle-même en demi-cercle et tordue en hélice. Le coxoïde volumineux montre un rudiment de télopodite sous forme d'une excroissance articulée, en forme de champignon.

Peltogonopodes (*P. 8*.)

Les poches trachéennes (fig. 125) supportent : un trachéo-dorsal (*td*), rejoignant la partie dorsale du diplosegment VII; un trachéo-ventral (*tv*) se terminant à la lèvre du VIIe anneau; un trachéo-dorsal (*td*) s'insérant au phragma du VIIe diplosegment; deux muscles, fléchisseur (*f.c*) et extenseur (*e.c*) du coxoïde. La pointe interne de chaque poche trachéenne supporte un faisceau musculaire (*r.f*) aboutissant à une petite apophyse de la base du flagellum. Le coxoïde renferme trois muscles puissants s'attachant au fémoroïde (*f.f*, *f.f*^{2}, *e.f*) (fig. 126). Deux de ces derniers sont croisés (*e.f*, *f.f*) et s'insèrent chacun sur une large apophyse, le troisième (*f.f*^{2}) rejoint le bord antérieur de l'apophyse supérieure (fig. 127). Il n'existe qu'un seul muscle longitudinal ventral (*l.v*) réunissant entre elles, de chaque côté, les poches trachéennes des deux paires de membres. Ce muscle part

Source : MNHN, Paris

de la pointe distale de la poche de la *P. 8* et aboutit sur une large surface de la poche trachéenne de la paire suivante.

Gonopodes (*P. 9*).

La large bride trachéenne (fig. 125) est munie d'un muscle trachéo-ventral (tv^1) s'insèrant à la lèvre du diplosegment VII. Comme pour la paire de pattes précédente la poche trachéenne (partie distale) supporte deux muscles croisés se rendant directement au diplosegment VII et un muscle trachéo-ventral (tv^2) qui rejoint la lèvre ventrale de ce même anneau. Deux puissants muscles fléchisseur (*f.c*) et extenseur (*e.c*) du coxoïde sont présents (fig. 128, 129). Le rudiment de télopodite montre deux petits muscles insérés aux deux angles latéraux (fig. 126, 130, *f.t*, *e.t*).

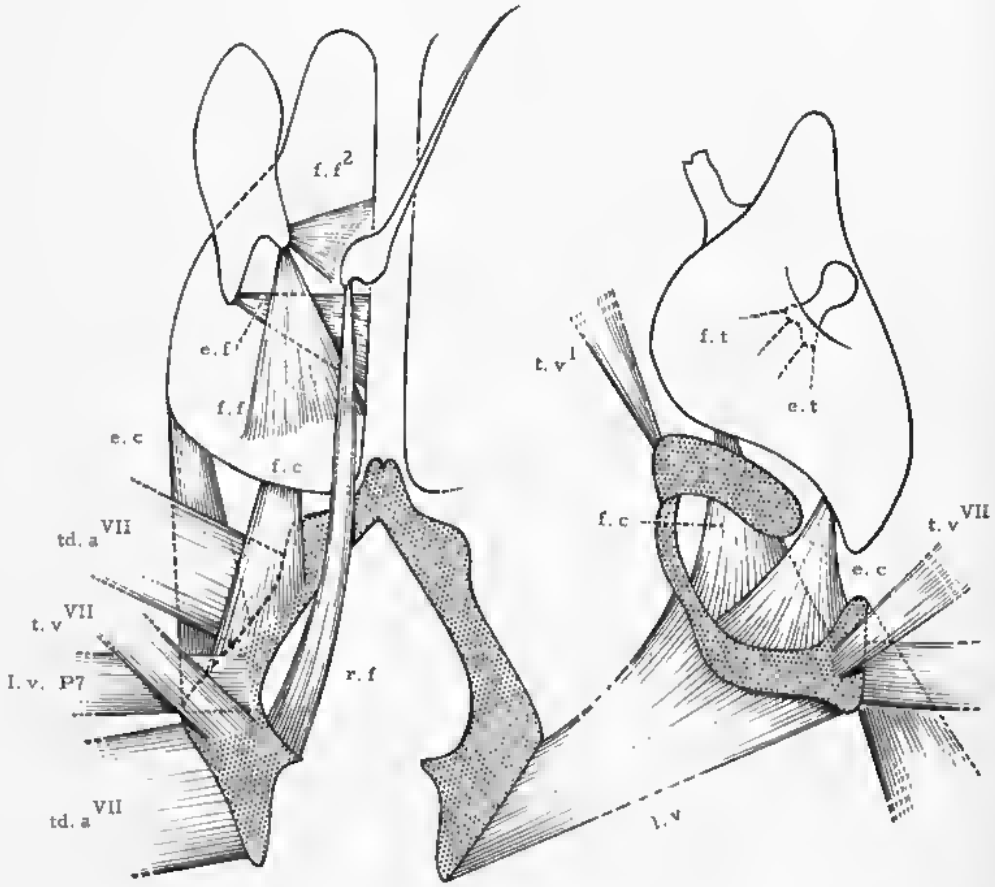


FIG. 125. — Musculature schématique des pattes copulatrices de *Cambala annulata* Say. Les deux paires d'appendices sont supposées étalées comme les pages d'un livre ouvert.

b) **Pseudonannolenidae.**

Les gonopodes sont également munis d'un coxoïde massif, sur lequel s'articule un fémoroïde de taille plus petite (fig. 131). Les poches trachéennes sont de menues baguettes courbées en angle droit, non soudées entre elles. Comme dans les formes précédentes, on remarque partant de l'extrémité de ces poches un trachéo-ventral (*tv*) rejoignant la lèvre du VII^e anneau, un trachéo-dorsal (*td.a*) atteignant la face dorsale du diplosegment VII, et un second trachéo-dorsal (*td.a*) issu de l'angle de la poche et s'insérant dans le prozonite de l'anneau précédent VI. Il existe deux longitudinaux ventraux (*l.v*), l'un constitué par un muscle puissant partant du milieu de la section descendante de la poche trachéenne et aboutissant à l'extrémité de la poche de la *P. 9;* l'autre, représenté par quelques fibres, lie les extrémités

Source : MNHN, Paris

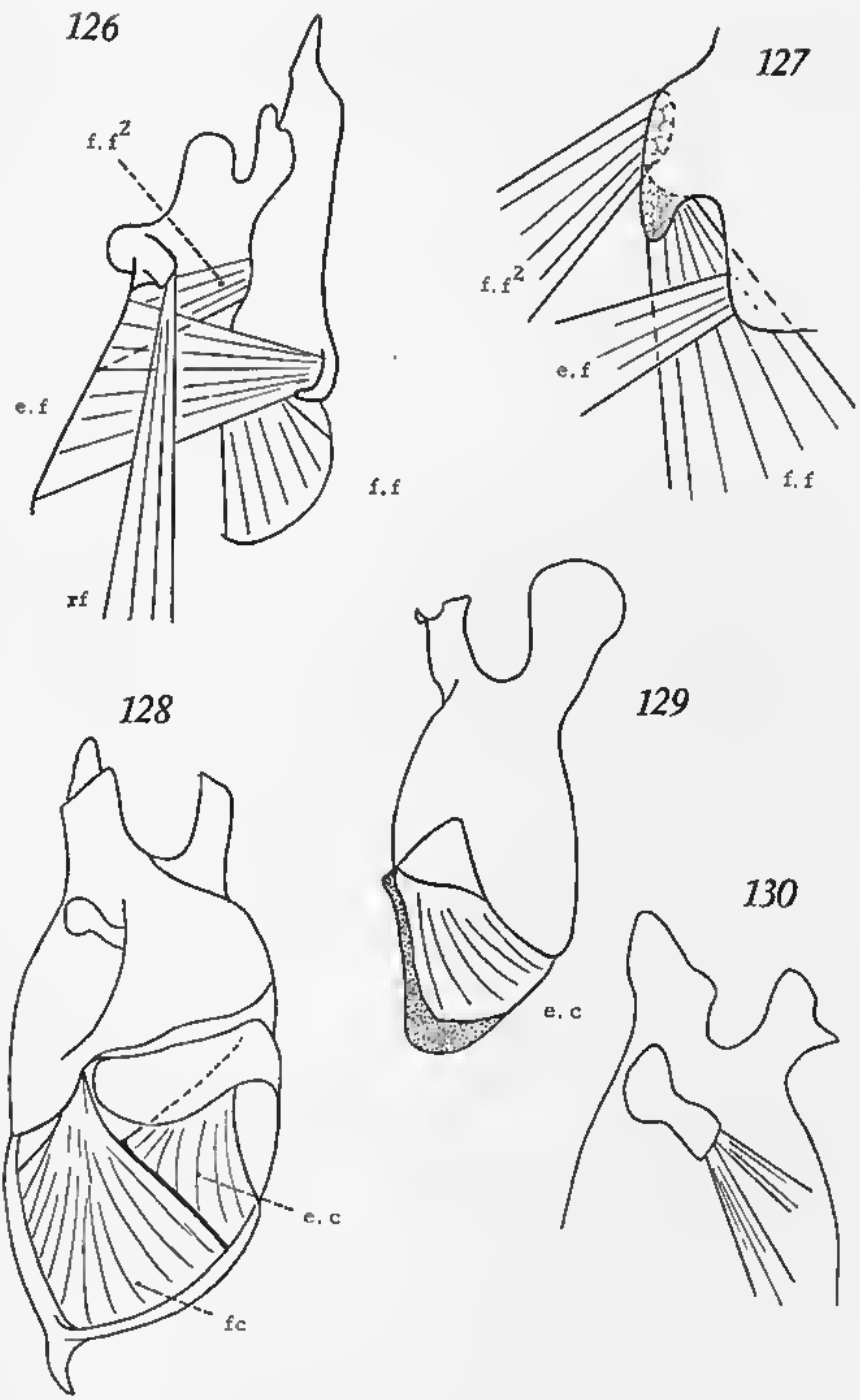


FIG. 126 — Musculature schématique de la paire de pattes copulatrices antérieures (8e) de *Cambala annulata* Say. Abréviations, page 185.

FIG. 127. — Détail des insertions musculaires sur les apophyses du télopodite de la paire de pattes copulatrices antérieures (8e) de *Cambala annulata* Say. Abréviations, page 185.

FIG. 128. — Musculature schématique de la paire de pattes copulatrices postérieures (9e) de *Cambala annulata* Say. Profil externe. Abréviations, page 185.

FIG. 129. — Musculature schématique de la paire de pattes copulatrices postérieures (9e) de *Cambala annulata* Say. Profil interne.

FIG. 130. — Musculature du rudiment télopodial de la patte copulatrice postérieure (9e) de *Cambala annulata* Say.

Source : MNHN, Paris

des poches des deux paires de pattes. Il existe également un ou plusieurs faisceaux rattachés aux *P. 7* et *P. 10*.

La musculature coxale est pour le moins curieuse, et constitue un complexe où les muscles transversaux obliques et verticaux se confondent parfois (fig. 132). Tout d'abord il existe à chaque angle externe du coxoïde une puissante apophyse

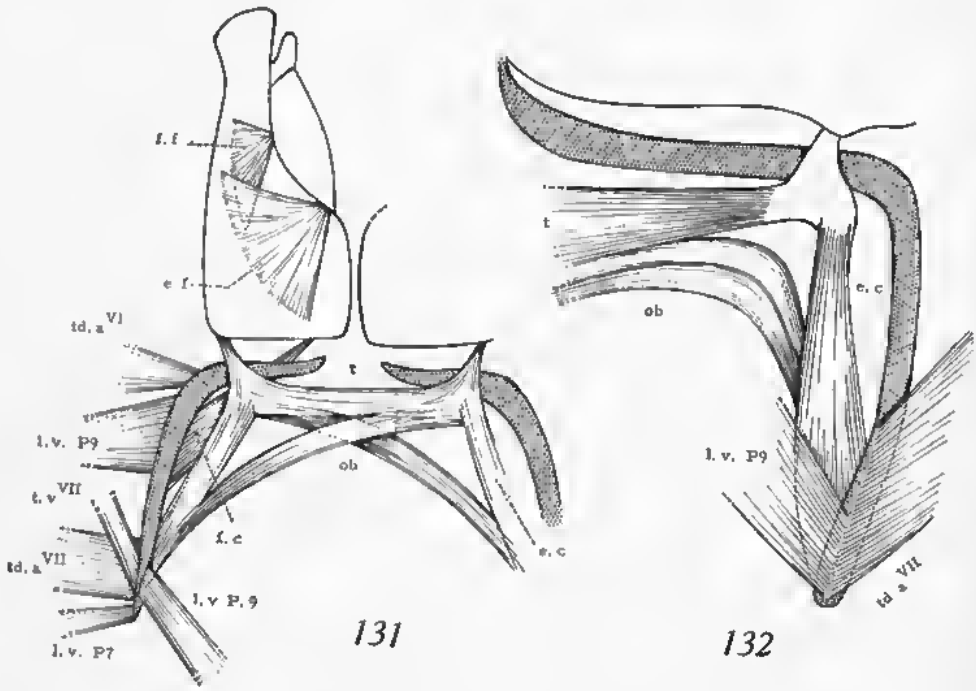


FIG. 131. — Musculature schématique des gonopodes de *Pseudonannolene*. Les poches trachéennes sont figurées en noir. Abréviations, page 185.

FIG. 132. — Base des gonopodes de *Pseudonannolene longicornis sebastianus* Brôl., avec sa musculature. Détail du complexe musculaire trachéo-coxal schématisé. Abréviations, page 185.

tendineuse, à laquelle aboutissent verticalement un extenseur (*e.c*) et un muscle nettement transversal (*t*). Un troisième muscle oblique (*ob*) est un faisceau multiple réunissant les caractères des muscles précédents : certaines fibres sont plus ou moins rattachées aux apodèmes tendineux ainsi qu'aux muscles transversaux et verticaux, d'autres aboutissent à l'apodème opposé alors que les fibres les plus inférieures sont nettement transversales, sans se raccorder ni aux extenseurs, ni aux transversaux, ni aux fibres croisées. Il existe, en outre, un fléchisseur (*f.c*, fig. 131) croisant les premiers et s'attachant à l'angle interne du coxoïde.

Comme chez les autres formes à télopodite réduit, deux nappes musculaires croisées, fléchisseur (*f.f*) et extenseur (*e.f*), situés dans le coxoïde, agissant sur le télopodite (fig. 131).

La paire de pattes 9 sera étudiée dans le chapitre IV.

D. — IULOIDEA

Les deux paires de pattes du VII[e] diplosegment sont transformées en organes copulateurs (fig. 133, 134, 135). La paire antérieure (8[e]) constitue les peltogonopodes et la paire postérieure (9[e]) les gonopodes. Les peltogonopodes, comme chez les groupes déjà étudiés, conservent un long flagellum (*fl*) renflé à la base (fig. 138). Celle-ci est en partie enfoncée dans la hanche, son bord inférieur se trouvant confondu avec la chitine de la hanche. Cette partie reste molle; elle est circons-

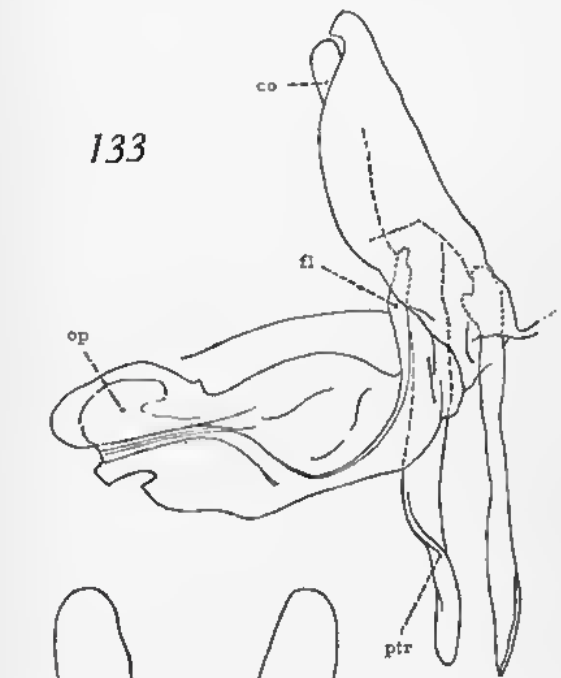
Source : MNHN, Paris

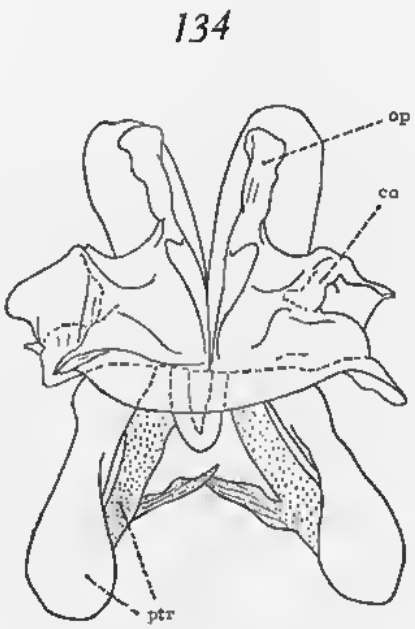
crite par la pièce coxale fortement sclériflée. Elle joue l'office d'articulation lâche

Les gonopodes (*P. 9*) sont plus complexes. En dehors des poches trachéennes (*ptr*) on reconnaît un coxoïde (*co*) plus ou moins conique dont la base se prolonge vers l'avant. L'extrémité est surmontée d'un opisthomérite (*op*) à différenciations distales variées.

Peltogonopodes (*P. 8*).

La musculature (fig. 137) est très simple. On reconnaît un muscle trachéo-dorsal (*td.a*) dirigé vers le diplosegment VII; deux faisceaux trachéo-coxaux





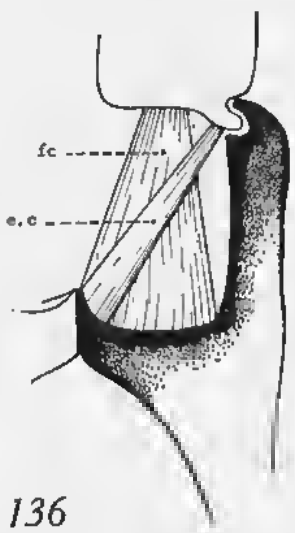


Fig. 133. — Gonopode gauche de *Cylindroiulus londinensis* (Leach), profil interne.

Fig. 134. — Gonopodes de *Cylindroiulus londinensis* (Leach), face caudale. Les poches trachéennes des peltogonopodes (8e) sont en grisé. Abréviations, page 185.

Fig. 135. — Gonopodes de *Cylindroiulus londinensis* (Leach), face rostrale. Les poches trachéennes des pattes copulatrices postérieures (9e) sont figurées en noir.

Fig. 136. — Musculature trachéo-coxale schématisée de *Cylindroiulus broti* (Humb.).

Source : MNHN, Paris

(*f.c, e.c*) partant de la pointe interne de la poche trachéenne et aboutissant de part et d'autre de l'articulation trachéenne avec l'appendice. Chez *Cylindroiulus broti* (Humb.) (fig. 136) les deux faisceaux se croisent et leur puissance est inégale. Le muscle externe (*e.c*) est faible, l'interne (*f.c*) puissant. On remarque, en outre, deux faisceaux partant de la poche trachéenne (*f.f.l, e.f.l*, fig. 137) et aboutissant à la face inférieure de l'ampoule du flagellum (détail de l'insertion fig. 138); le premier (*e.f.l*) s'attache à l'extrémité proximale, le second (*f.f.l*) au niveau de l'articulation de l'ampoule vers le milieu de celle-ci. Souvent il est difficile de distinguer les deux muscles qui sont confondus en une seule masse.

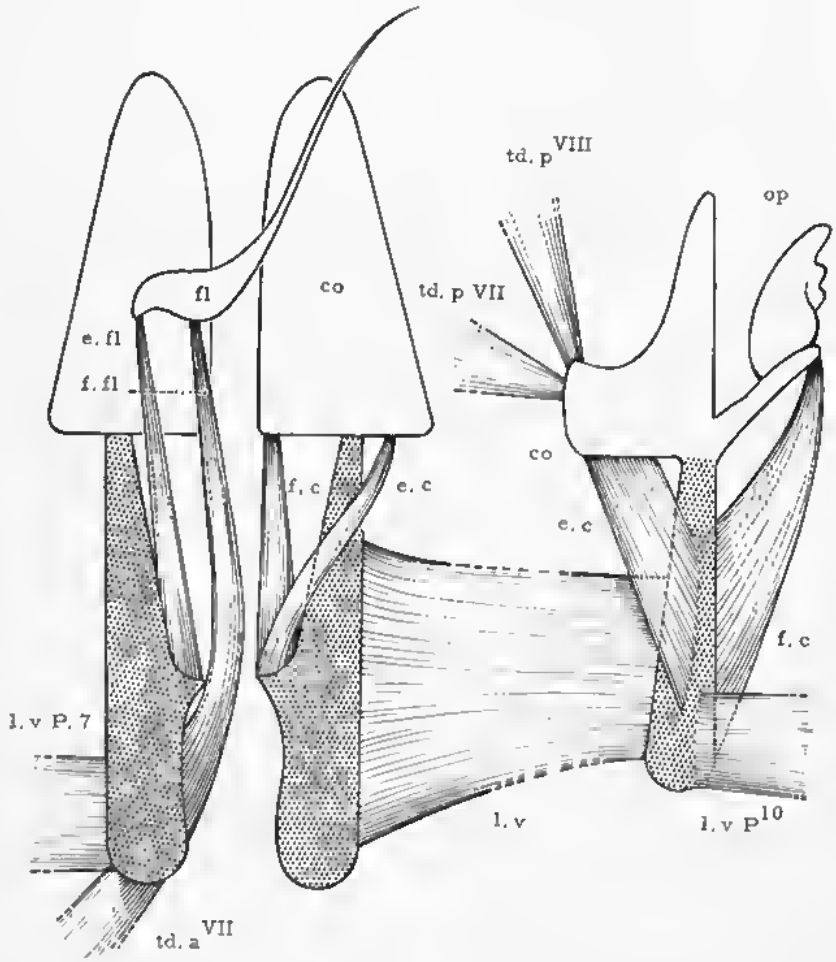


FIG. 137. — Musculature schématique des pattes copulatrices d'un Iulide. Les deux paires d'appendices sont supposées étalées comme les pages d'un livre ouvert. Les poches trachéennes sont figurées en noir.

Gonopodes (*P. 9*) (fig. 137).

Sur la poche gonopodiale et le coxoïde, latéralement, deux ou trois faisceaux latéraux se rendent au diplosegment VIII (*td. p*).

Comme dans la paire précédente, il existe deux muscles trachéo-coxaux (*e.c, f.c*) plus ou moins croisés. Ils sont très puissants. Le faisceau interne (*e.c*) aboutit à la base latérale interne du coxoïde, l'externe (*f.c*) est situé plus en avant et s'insère à la base de l'opisthomérite (*op*).

Les muscles longitudinaux ventraux (*l.v*) sont très développés.

Source : MNHN, Paris

E. — MUSCULATURE DES ÉBAUCHES GONOPODIALES

Chez les larves, on retrouve la même musculature que chez les adultes (fig. 139, 140). En ouvrant la hanche on découvre le muscle réunissant celle-ci à l'ampoule (*am, t.t.g*) (fig. 141). L'étude des larves permet d'homologuer le muscle réunissant

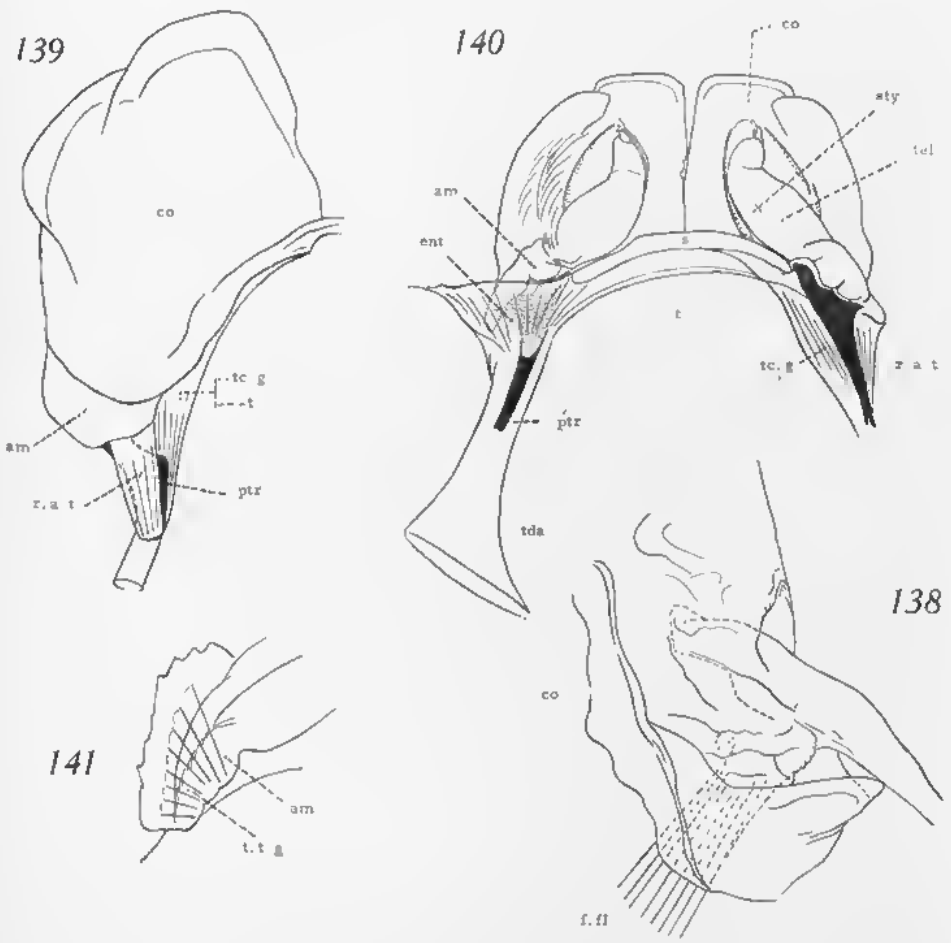


FIG. 138. — Base du flagellum des peltogonopodes de *Cylindroiulus londinensis* (Leach).

FIG. 139. — Gonopodes droits, face caudale et fragment de sa musculature d'une larve à 60/1 diplosegments, de *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch). Les poches trachéennes sont figurées en noir. Abréviations, page 185.

FIG. 140. — Gonopodes, face rostrale, d'une larve à 65/1 diplosegments de *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch) avec sa musculature semi-schématique. Les poches trachéennes sont figurées en noir. Abréviations, page 185.

FIG. 141. — Musculature, au niveau de l'ampoule coxotélopodiale, chez une larve à 65/1 diplosegments de *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch). Le coxoïde a été ouvert pour montrer le muscle *t.t.g.*

la poche trachéenne (*ptr*) au pont chitineux, au muscle poche trachéenne-base de l'ampoule (*r.a.t*) de l'adulte. En outre, la soudure de la poche gonopodiale sur la poche trachéenne forme un entonnoir (*ent*) beaucoup plus vaste que chez l'adulte.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

Un premier point remarquable ressort des descriptions précédentes : *c'est la présence constante dans les pattes copulatrices, profondément modifiées, d'un muscle transversal réunissant les poches trachéennes d'une même paire d'appendices. Ce muscle manque toujours dans les pattes ambulatoires normales ou les pattes copulatrices dont la transformation est peu avancée*, c'est-à-dire dont les éléments appendiculaires sont encore bien reconnaissables, en particulier chez les formes où il existe encore un rudiment de télopodite distinct, dépourvu de rainure séminale. *Les organes présentant une rainure séminale nette possèdent tous un muscle transversal.* La présence de ce muscle semble indiquer un certain degré évolutif des pattes transformées, de même que la présence d'une rainure séminale, d'acquisition récente, est l'indication d'une évolution très nette de l'appendice dans un sens gonopodial.

Le muscle transversal est probablement dérivé d'une partie du faisceau coxal interne, car chez les Craspedosomides et Chordeumides, dont les deux muscles opposés sont seulement séparés par une cloison sagittale (fig. 86, 87), il existe tous les intermédiaires entre le muscle transversal complet et la fusion des deux faisceaux opposés. On voit en effet, la cloison diminuer de volume, suivant les espèces, et faire place à une lame tendineuse qui tend à disparaître à son tour (1). Les *Pseudonannolene* présentent un cas intermédiaire, où les muscles coxaux et transversaux sont confondus (fig. 132). *Spirobolus* montre deux muscles en éventail dont les fibres s'entremêlent sur la membrane transparente du sac gonopodial.

Une preuve de l'origine trachéo-coxale du muscle transversal est apportée par l'étude :

1° de la régression des appendices postérieurs (*P. 9*) au cours du développement postembryonnaire, chez les larves de Spirostreptoidea;

2° chez les adultes de ce même groupe, de l'individualisation et de la persistance, dans certains cas, du faisceau interne des muscles trachéo-coxaux des gonopodes (fig. 151, 155, 163).

Un certain nombre de muscles peuvent encore être reconnus par leurs points d'attache particuliers, quel que soit le degré de transformation des gonopodes. C'est le cas, notamment, des faisceaux fléchisseurs et extenseurs de la hanche, qui prennent toujours appui sur les poches trachéennes. Ce sont les véritables muscles coxaux (2). Partant de cette notion, on trouve des groupes, qui n'offrent aucune difficulté pour établir les homologies, comme les Craspedosomides, Chordeumides, Cambalides, Spirobolides (*P. 8*), Iulides, les éléments visibles étant suffisamment bien conservés pour que hanche et télopodite ne soient pas confondus. Il est évident, par exemple, que les muscles de la *P. 8* réunissant la poche trachéenne fusionnée à la cloison sagittale, reste d'angiocoxite, sont des muscles coxaux, les faisceaux vestigiaux de la *P. 9* également (fig. 86, 87). Chez les Cambalides, la hanche a conservé un certain volume (fig. 125) et les deux muscles partant de la poche trachéenne sont également coxaux (2). L'homologie est semblable pour la paire de pattes postérieure. Quant aux faisceaux agissant sur les petits articles de ces mêmes appendices, ce sont les fléchisseur et extenseur de l'article basal d'un rudiment de télopodite. Chez les Spirobolides, le cas est un peu plus complexe, la pièce volumineuse représentant la presque totalité de la *P. 8* étant déprimée au

(1) La paire de pattes 1 qui est également plus ou moins profondément modifiée chez le ♂ (caractère sexuel secondaire) présente un muscle transversal analogue divisé, dans le milieu par une lame tendineuse.

(2) Le terme de coxal est employé en opposition à la musculature télopodiale. Il est évident qu'il peut s'agir également de faisceaux subcoxaux.

Source : MNHN, Paris

centre pour former une gaine abritant la paire de pattes postérieure. Toutefois, on ne peut assimiler le ou les faisceaux (fig. 113) partant de la poche et aboutissant à la paroi interne de la gorge qu'à des muscles fléchisseur et extenseur du coxoïde. Les muscles situés dans le coxoïde lui-même, sont homologues à ceux des Cambaloïdes et télopodiaux. Les deux muscles de la base des *P. 9* sont des coxaux.

Enfin les Iulides, en dehors du flagellum, ne possèdent qu'une musculature coxale.

Mais le cas de *Callipus* est beaucoup plus complexe, de même que celui des Lysiopetalides, Polydesmides et Spirostreptides, et la complexité des autres muscles des Spirobolides en général pose de nombreux problèmes.

Les Polydesmides représentent l'un des groupes dont les gonopodes sont des plus difficiles à interpréter, peut-être à cause de leur degré évolutif élevé. Nous avons vu que la base du télopodite comporte trois muscles dont deux se situent dans ce que les auteurs nomment la hanche, le troisième prenant naissance sur la bride de la poche trachéenne. On ne peut comparer ces gonopodes, en premier lieu qu'avec les premières paires de pattes ambulatoires des Diplopodes qui ont subi une certaine condensation de leurs éléments, la hanche étant, très généralement, soudée au sternite en un syncoxosternum. Chez les Spirobolides, les *P. 1* et *P. 2* ont un large tablier sternal auquel viennent se souder les hanches. La liaison est très étroite, les coxae étant seulement indiquées par un relief de la chitine. A la base de chaque hanche aboutit un muscle venant de la poche trachéenne de la paire de pattes précédente (*tc*, fig. 14). Les fibres internes de ces muscles sont plus ou moins croisées au niveau des hanches. Celles-ci abritent deux muscles fléchisseur et extenseur de l'article de base du télépodite. Cette musculature se retrouve chez les Iulides.

Chez les Spirostreptides (fig. 175), la forme des appendices est un peu différente surtout celle de la première paire. Comme chez les Spirobolides, la hanche est fusionnée au sternite en un volumineux syncoxosternum et la coxa est simplement indiquée par un bombement de la face postérieure. Antérieurement on remarque un étroit bandeau (*bg*) séparé du coxosternum par un sillon auquel correspond une lame perpendiculaire, en saillie, ou un bourrelet dont les bords latéraux se heurtent aux poches trachéennes, le tout soudé au syncoxosternite. Il est possible, autant qu'on puisse juger sur des appendices ayant subi une telle condensation, que ce bandeau (*bg*) représente une bride sternale en même temps qu'une limite entre coxites et trachéo-sternite. Les points d'insertion des muscles chiasmatiques (*t.c*) intersegmentaires qui dans les autres appendices se placent à la base des hanches, semblent confirmer cette façon de voir. Chez beaucoup d'espèces, ces muscles sont doublés, à la *P. 1*, par deux faisceaux parallèles, mais les points de départ de ces deux paires de faisceaux sont au niveau de la base des hanches.

Le télopodite est différent de celui des Spirobolides, le premier article, visiblement articulé à la hanche, étant très déformé surtout à la première paire de pattes. Cet article est en forme de disque muni d'une apophyse bien développée au bord inférieur. La musculature est également particulière. Tout d'abord, on remarque que les muscles proximaux de la hanche ont presque complètement disparu et ne sont représentés que par un petit faisceau (*t.t*) réunissant la base de la poche trachéenne au tablier syncoxosternal. C'est ce muscle, qu'en 1962, nous avions assimilé à un vestige musculaire appendiculaire.

En outre il existe deux couches de muscles :

a) deux muscles croisés dont l'un (*e.ti*), le plus long, prend naissance sur l'apodème perpendiculaire de la bride sternale, face antérieure, le second (*f.ti*) à la face postérieure du syncoxosternum. Tous deux rejoignent la base du deuxième article proximal libre.

b) sur la face postérieure, dans la dépression correspondant à la saillie coxale du syncoxosternum, deux muscles croisés (*f.c*, *e.c*) aboutissant au bord du premier article libre. Dans ce même article, deux nappes musculaires croisées (*f.ti'*, *e.ti'*) sont insérées au bord inférieur du deuxième article libre.

Nous avons affaire ici, manifestement, en ce qui concerne la hanche soudée et le premier article libre, à deux articles coxaux, subcoxa et coxa dont la musculature a subsisté : subcoxa = *t.t* coxa = *ec*, *fc*. Les faisceaux traversant sans s'y

Source : MNHN, Paris

arrêter la coxa (*f.ti, e.ti*) sont ceux de l'article proximal du télopodite et correspondent aux muscles rencontrés dans les autres paires de pattes ambulatoires (fig. 14). Seules les deux premières paires de pattes des Spirostreptides semblent présenter cette disposition (1).

Ces précisions permettent de mieux comprendre la musculature des gonopodes des Polydesmides. Les deux muscles (*f.t*^{1}, *f.t*^{2}), contenus dans la « hanche », sont les *fléchisseur et extenseur du télopodite*, comme les muscles *f.ti'*, *e.ti'* de la figure 175, tandis que le faisceau débutant sur la bride trachéo-sternale interne (*e.t*) des gonopodes correspond à celui de la lame trachéo-sterno-coxale (*e.ti*) de la *P. 1* des Spirostreptes. Les gonopodes de Polydesmides montrent une trace de la musculature interarticulaire identique à celle des premières paires de pattes, mais les faisceaux subcoxaux, c'est-à-dire poche trachéenne-base des membres ont complètement disparu par suite de la fusion des éléments subcoxaux et coxaux.

Chez les Lysiopetalides, la musculature gonopodiale, beaucoup plus simple, semble correspondre aux deux faisceaux interarticulaires (*f.ti, e.ti*) de la *P. 1* des Spirostreptides, encore qu'il soit difficile d'établir des homologies avec certitude par suite de la fusion quasi totale de la poche trachéenne, de la subcoxa et de la coxa. La portion coxale présente une longue apophyse qui pourrait représenter un crochet coxal entièrement fusionné au coxoïde, et dont le muscle typique a disparu.

Il existe chez les Spirobolides des séries musculaires énigmatiques, notamment le muscle des gonopodes (*P. 9*) (*tm*) qui aboutit, entre les deux pattes copulatrices, sur la chitine transparente, déprimée, en entonnoir, de la base des coxites. Ce faisceau est présent également chez les Chordeumides et Craspedosomides. Doit-on le considérer comme un rétracteur de sac coxal ? Cela est possible car il rappelle le muscle *r.a.t'* des Harpagophoridae (fig. 95). Le complexe de la base des gonopodes peut représenter le territoire correspondant à l'ampoule (*am*) des Spirostreptides (fig. 93, 94, 108). La morphologie externe de cette région est d'ailleurs, comparable : articulation de la poche trachéenne, complexe ampoule-télopodite, complexe base du télopodite des Spirobolides. Le muscle (*tg*) provenant de la bride trachéenne des peltogonopodes et aboutissant à la portion repliée de la base des gonopodes manifestement lié à la fonction, pourrait être un intersegmentaire (*tc*) tel qu'il existe entre deux paires de pattes ambulatoires, successives du thorax. Notons que les muscles longitudinaux qui, chez les Diplopodes, sont peu nombreux, deux en général, se trouvent ici fragmentés en de multiples faisceaux dont les points d'attache, variés, sont toujours sur les poches trachéennes, la bride trachéenne ou les environs. Enfin on peut considérer le muscle en éventail (*ev*) des peltogonopodes comme correspondant à un transversal qui est d'ailleurs complet chez *Rhinocricus*.

En résumé, les gonopodes conservent, dans une large mesure, la musculature typique d'appendices ambulatoires normaux, mais seulement de certaines parties de ces appendices. *La partie coxale est toujours reconnaissable;* c'est d'ailleurs très souvent la seule qui subsiste. Le télopodite est parfois conservé sous forme de vestige ou totalement transformé en un organe supportant la rainure séminale. Il conserve seulement la musculature de son article proximal. Dans certains cas, Polydesmides par exemple, la présence de muscles interarticulaires traversant subcoxa et coxa ou coxa sans s'y arrêter, indique une homologie parfaite avec l'image présentée par la musculature des première et deuxième paires de pattes ambulatoires des Spirostreptides. La présence d'une subcoxa et d'une coxa à ce niveau semble évidente, et la persistance d'une musculature ancienne possible. Les *Spirobolus*, et éventuellement les Chordeumides et Craspedosomides, montrent des faisceaux musculaires partant des poches trachéennes (*tm*) de la 9^e paire d'appendices, qui pourraient être les vestiges de rétracteurs de sacs coxaux.

Les muscles longitudinaux ventraux sont multipliés chez les Spirobolides; ils partent de différents points de la poche trachéenne des peltogonopodes et de sa baguette, et aboutissent à la base ou à l'extrémité de la poche trachéenne des gonopodes.

Les gonopodes sont les seuls membres des Diplopodes qui comportent un muscle transversal typique, caractéristique des organes copulateurs. L'origine de ce

(1) Notons toutefois, chez *Craspedosoma*, l'existence d'un seul de ces muscles longs (*f.t* ou *e.t*) aux pattes ambulatoires.

Source : MNHN, Paris

muscle peut être le résultat de la rencontre, puis de la fusion d'une partie des muscles coxaux internes. Quelques phases de cette fusion sont encore visibles chez les Craspedosomides et Chordeumides, où la cloison sagittale tend à disparaître et se trouve même remplacée, au niveau des deux faisceaux qui s'individualisent, par une simple lame tendineuse (1).

1) LE TÉLOPODITE » DES SPIROSTREPTIDES ET DE CALLIPUS, ET LA POCHE COXALE DES DIPLOPODES. — LE FLAGELLUM DES IULIDES ET CAMBALIDES, ET LE CROCHET COXAL DES POLYDESMIDES.

Si l'on ne peut nier la réalité de la présence du télopodite, porteur de la rainure séminale, dans les organes copulateurs de certains Diplopodes, les bouleversements apportés par la spécialisation des appendices chez quelques-uns d'entre eux (*Callipus* et Spirostreptides par exemple) créent quelques doutes sur l'origine télopodiale des pièces flagelliformes.

Il est probable que ces éléments ne sont pas seulement un télopodite pour diverses raisons.

1° l'aspect morphologique du « télopodite » qui présente une poche trachéenne soit entièrement soudée avec sa base (*Callipus*, fig. 79) soit simplement articulée à une base sclérifiée concave (ampoule) (Spirostreptidae, Harpagophoridae, fig. 91, 93). Cette fusion ou cette articulation ne peut se faire qu'avec une coxa ou fragment de coxa par suite de la position de la poche trachéenne dans le sternite des pattes ambulatoires, à la base des coxites. En cas de disparition du sternite, ou de la séparation de celui-ci des poches trachéennes, il n'est pas d'exemple, parmi les Myriapodes, de fusion de ces poches avec un télopodite. D'ailleurs il n'y a jamais disparition complète de la hanche et celle-ci, base de l'appendice, est différente du télopodite.

2° la sclérification concave, dénommée ampoule (*am*), de la base du « télopodite » des Spirostreptides est partie intégrante du sac gonopodial; c'est une sclérification de ce sac membraneux au même titre que la hanche, avec laquelle elle se trouve en continuité. Il suffit de se rapporter au chapitre I, traitant des rapports des gonopodes avec le sac gonopodial, pour voir que la concavité de cette pièce est orientée du côté cavité générale, et que ses bords sont raccordés sans solution de continuité avec la membrane du sac gonopodial qui rejoint la base en entonnoir de la rainure séminale (fig. 73, 75, 91), les traces d'invagination en entonnoir des poches trachéennes, le pont chitineux et les hanches. On ne peut stigmatique admettre qu'un télopodite repose directement sur le fond du sac gonopodial. Chez les Spirostreptides également, l'ampoule proximale (*am*) du télépodite est réunie au paracoxite par une membrane transparente soulignée par une sclérification foncée (*sb*, fig. 75, 91) raccordant les deux pièces qui sont même complètement soudées chez les Harpagophoridae (fig. 93). Au niveau de ce pont chitineux se place un muscle coxal typique, soit isolé soit confondu à des faisceaux du coxite et de l'ampoule; souvent les muscles ne forment qu'une seule nappe.

Le « télopodite » des Spirostreptides a donc une base incontestablement coxale.

Chez les Callipoidea (*Callipus*), l'appareil télopodial supportant la rainure séminale est parfaitement identique à celui des Spirostreptidae. La poche trachéenne est soudée au complexe, et supporte deux muscles coxaux se rendant aux bords interne et externe de l'angiocoxite (fig. 79). Mais l'orifice de la glande prostatique se trouve à sa base alors que chez les Spirostreptides il est situé dans la hanche. Il est possible que le fragment coxal, soudé au télopodite, soit plus important chez *Callipus* que chez les Spirostreptides et ait conservé le territoire contenant l'orifice glandulaire (2).

---

(1) Voir note infrapaginale p. 112.

(2) L'angiocoxite, la hanche de ces pattes copulatrices, tout en étant en forme de gaine comme chez les Spirostreptides, montre une paroi interne, support habituel de l'orifice glandulaire chez les Spirostreptoidea, réduite à une simple bride chez *Callipus*

Source : MNHN, Paris

La base du télopodite de *Callipus* est donc bien coxale également. Certains muscles comme *r.a.t*, *tt.g* (fig. 79) permettent, d'ailleurs, de préciser de quelle région coxale il s'agit. En effet, la musculature de la poche coxale de *Polyzonium germanicum* Brandt, par exemple, est constituée par deux faisceaux distincts partant de deux apodèmes situés au fond du sac coxal (fig. 177, 178). Le faisceau le plus externe (*r.a.s*[1]) se rend à une poche trachéenne semi-membraneuse et fonctionnelle. Le faisceau interne (*ras*[2]) aboutit au bord du sternite (1).

Or, dans les deux groupes envisagés, *Callipus* et Spirostreptoidea, il existe un faisceau musculaire identique (*r.a.t*) partant de la poche trachéenne et aboutissant à la partie proximale, coxale, du télopodite. En outre, chez *Callipus*, le colpocoxite étroitement lié à la base du télopodite présente également deux muscles semblables (*r.s.c*[1], *r.s.c*[2]). Ceci permet de conclure que chez *Callipus* la base coxale du télopodite correspond à un territoire de sac coxal encore présent, sous une forme dévaginée, dans le colpocoxite flagelliforme. Les deux éléments, d'ailleurs, sont en étroite liaison avec l'angiocoxite qui est la hanche véritable. La position de ces « télopodites » chez *Callipus* comme chez les Spirostreptoidea, à l'intérieur de la gaine coxale, parle également en faveur de la présence d'une portion de sac coxal. Le pont chitineux (*sb*) des Spirostreptides et l'attache du complexe télopodite-colpocoxite de *Callipus* pourraient être un vestige de l'attache du sac coxal à la hanche.

Pour les Spirostreptides, un doute pouvait persister quant à la valeur de rétracteur de sac coxal du muscle *r.a.t*, qui se trouve souvent confondu avec la nappe musculaire coxale. Mais, en comparant les complexes télopodiaux de *Callipus* et des Spirostreptides, on constate la même disposition dans la gaine coxale, la même musculature coxale, la même morphologie du télocoxite, etc.; l'homologie est donc évidente entre les muscles *r.a.t*, d'une part, *r.s.c*, d'autre part, et le faisceau *r.a.t* des Spirostreptides. Le second muscle *tt.g* des Spirostreptides paracoxite-ampoule, se retrouve chez *Callipus* mais dédoublé dans les faisceaux *tt.g* partant de l'apophyse angiocoxale. Les trois muscles ont la même fonction chez les deux groupes, et des points d'attache identiques.

Comme le muscle rétracteur du sac coxal prend appui sur la poche trachéenne ou le bord du sternite, les flagelles divers des Cambalides, Iulides et Polydesmides (crochet coxal), dont la musculature est identique, doivent être considérés comme des sacs coxaux évaginés et modifiés.

En conclusion, les « télopodites » de *Callipus* et des Spirostreptides présentent des homologies étroites, tant au point de vue musculaire qu'au point de vue de la morphologie externe. Ils sont caractérisés par la fusion du télopodite avec un territoire coxal en relation étroite, d'ailleurs, avec les parties principales du coxite par des liaisons très nettes. Chez l'un (*Callipus*) le territoire coxal portant l'orifice glandulaire (glande prostatique) est une partie intégrante du télocoxite, alors que chez les seconds (Spirostreptides) cet orifice garde sa position originelle coxale. Dans la plupart des groupes, comme *Callipus*, Polydesmides, Cambalides, Iulides, la poche coxale subsiste sous forme d'un long flagelle libre, complètement isolé ou en crochet, alors que chez les Spirostreptides le territoire coxal, annexé par le télopodite, comporte un sac coxal entièrement fusionné en télocoxite.

Ces aspects variés de l'organe doivent être attribués aux remaniements subis par les appendices à la suite de leur adaptation à la fonction copulatrice. On peut supposer qu'une fusion coxotélopodiale, au moins partielle, s'est effectuée avant que le télopodite, toujours porteur de la rainure séminale, se transforme en organe vecteur de sperme, en entraînant une portion coxale, y compris le sac, avec ou sans les orifices glandulaires.

(1) Jusqu'à présent le muscle interne était inconnu. Deux muscles sont bien notés par S. M. Manton mais l'auteur les fait aboutir, tous deux, à la poche trachéenne. Il est vrai que chez les Callipoidea chaque poche coxale possède deux muscles, qui aboutissent à la poche trachéenne.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE IV

ORIGINE DES GONOPODES

A. — ÉVOLUTION DE LA 9e PAIRE DE PATTES AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

DÉVELOPPEMENT DES ÉBAUCHES.

Pendant les premiers âges, il est impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de distinguer morphologiquement un ♂ d'une ♀ (1). Chez la ♀ immature, toutefois, les paires d'appendices 1 et 2 sont un peu plus écartées l'une de l'autre que chez le ♂.

Les paires de pattes 8 et 9 des ♂ et des ♀ immatures sont ambulatoires, comme les autres membres, mais à un moment donné du développement dit du « réveil sexuel apparent », à l'occasion d'une mue (2), il se produit un phénomène remarquable : les deux paires de membres du VIIe diplosegment ou seulement la 8e, suivant les cas envisagés précédemment (Introduction), disparaissent pour faire place à des bourgeons non différenciés, qui sont les futurs gonopodes. Désormais, chaque mue apporte une faible modification à ces ébauches. A la dernière mue, chez les espèces françaises d'Iuloides, les bourgeons se métamorphosent en gonopodes, dont les structures sont définitives et spécifiques.

Tandis que chez les groupes dont les deux paires de membres se transforment, les deux paires de pattes disparaissent pour faire place aux organes copulateurs, chez les Spirostreptoidea, dont seule la paire antérieure (8e) donne naissance à des gonopodes, la paire postérieure (9e) subsiste à la première mue du « réveil sexuel apparent », mais régresse et disparaît progressivement au cours des mues suivantes. A la dernière mue, qui donne naissance à des gonopodes différenciés, la disparition de la 9e paire de pattes n'est pas complète (DEMANGE, 1959, 1964); il reste des différenciations plus ou moins visibles (cf. chapitre IV, B, C, D).

Nous étudierons donc, en détail, ce qui se passe chez les Spirostreptoidea, et d'abord dans la famille des Odontopygidae dont H. W. BRÖLEMANN (1920) a décrit quelques stades de développement au point de vue de la morphologie externe.

Nous pouvons ajouter à ses données les résultats de l'étude de deux espèces du même groupe, étude qui a porté sur la musculature et ses variations au cours de la régression des pattes 9 (3).

A partir du « réveil sexuel apparent », la 9e paire de pattes des Odontopygides, subit une lente régression au cours de laquelle les articles du télopodite diminuent en nombre et en volume pour disparaître complètement, pendant que la patte, tout entière et le sternite commencent un mouvement de descente dans la poche gonopodiale qui prend, petit à petit, de l'ampleur. En effet, dans les premiers stades, la paire de pattes reste ambulatoire (fig. 142, 146, 147) et se trouve placée entre les bords ventraux de l'anneau qui demeure ouvert à leur niveau. Ensuite, tandis que les articles télopodiaux (*tel*) sont réduits à 2 ou 3 (fig. 143 à 145), les bords du diplosegment (*db*) se rapprochent, peu à peu; la paire d'appendices abandonne sa position initiale, et se rapproche des bourgeons gonopodiaux (*gn*) qui grandissent. Le sternite diminue de volume, se déplace

---

(1) Au point de vue biologique tout au plus sait-on (DEMANGE, 1959) que la rencontre d'un ♂ immature et d'un ♂ adulte se traduit par une courte lutte et que le jeune ♂ abordera une ♀ comme un adulte en période de copulation.

(2) H. W. BRÖLEMANN (1926) a tenté de montrer que chez *Pachybolus ligulatus* l'apparition des bourgeons gonopodieux est précédée d'une dédifférenciation des appendices ambulatoires correspondants.

(3) Nous remercions très vivement R. VUATTOUX qui a eu l'extrême amabilité de récolter pour nous ce matériel en Côte-d'Ivoire.

Source : MNHN, Paris

vers l'avant et s'isole en s'entourant d'épaississements (fig. 149), les coxites sont réduits à des anneaux, et le sternite s'étale transversalement en demeurant en contact avec les poches trachéennes qui, de plus en plus atrophiées, perdent leur rigidité, deviennent membraneuses (fig. 148) et s'écartent latéralement. Des empâtements se produisent, en avant du sternite; ils entreront dans la composition de la sclérification postgonopodiale de l'adulte (fig. 153, 154).

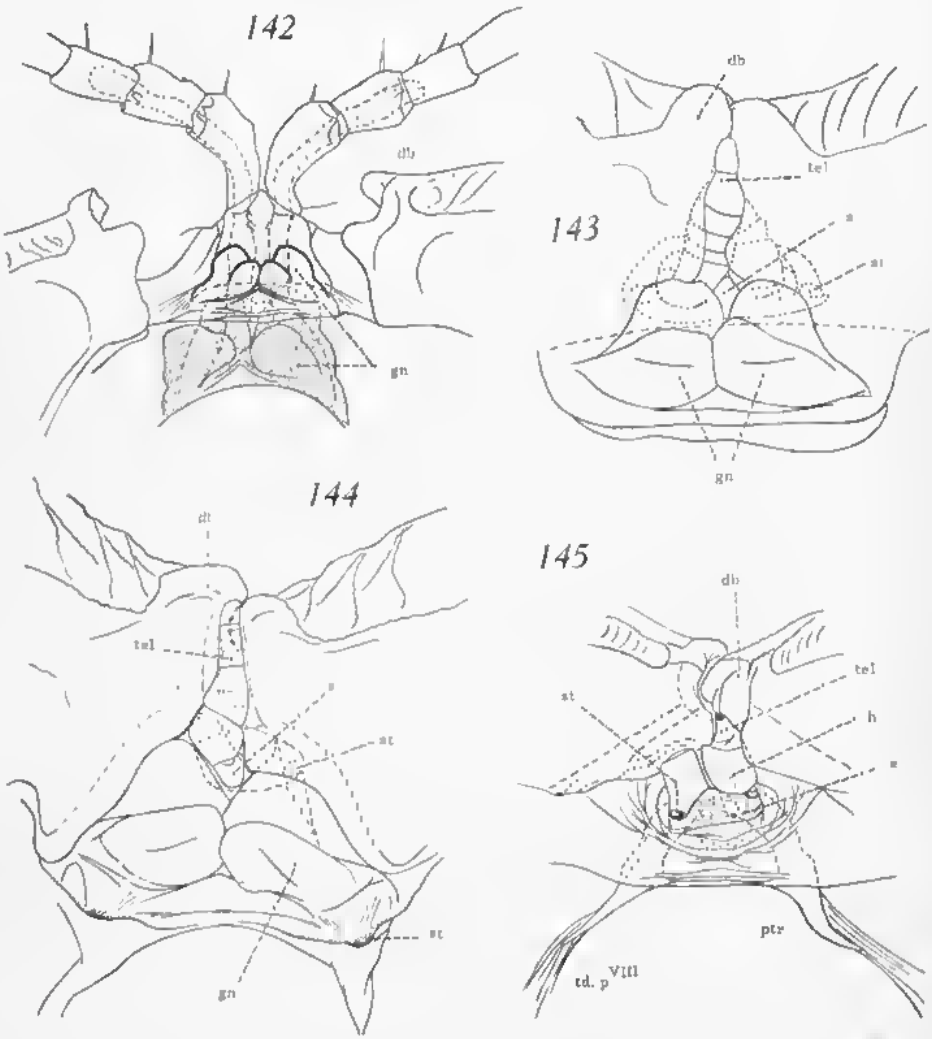


Fig. 142. — Larve d'Odontopygide sp. A à 51/5 diplosegments, en mue. Les gonopodes sont encore peu développés et les *P. 9* sont ambulatoires.

Fig. 143. — Larve d'Odontopygide sp. A à 54/4 diplosegments. Les gonopodes se développent tandis que les *P. 9* se déplacent et diminuent de volume.

Fig. 144. — Larve d'Odontopygide sp. A, autre spécimen à 54/4 diplosegments.

Fig. 145. — Larve d'Odontopygide sp. A à 61/4 diplosegments. Seule la paire de pattes 9 est figurée. Le télopodite a presque disparu. Abréviations, page 185.

Chez l'adulte, la 9e paire de pattes est *très volumineuse* (fig. 153, 154, 156). Elle consiste en une large plaque sclérifiée, plus ou moins rattachée aux gonopodes, se présentant sous des formes diverses et des sculptures relativement simples. La sclérification possède des renflements globuleux latéraux (*gl*) avec un orifice donnant accès à des poches membraneuses progressivement effilées à l'extrémité, les poches trachéennes (*ptr*).

A l'occasion d'une mue, les vestiges des appendices, dont les éléments sont dissociés et ont littéralement éclaté et diminué de volume, se trouvent regroupés en une plaque de surface plus grande et uniformément sclérifiée.

Source : MNHN, Paris

La musculature coxale de la patte ambulatoire normale de l'adulte (voir fig. 155) est constituée par deux larges muscles croisés dont les tendons s'insèrent à l'angle interne (*f. p*) (muscle postérieur) et à l'angle externe (*ex. a*) (muscle antérieur) de la coxa. Les muscles s'appuient sur les poches trachéennes, y compris leurs apophyses internes, qui se touchent dans certains cas. Les faisceaux les plus internes des muscles antérieurs se croisent de telle manière que leurs fibres s'attachent sur la poche trachéenne opposée.

Alors que les deux faisceaux fléchisseur et extenseur de la coxa de la patte normale de l'adulte sont homogènes ils montrent, au cours de la régression, une

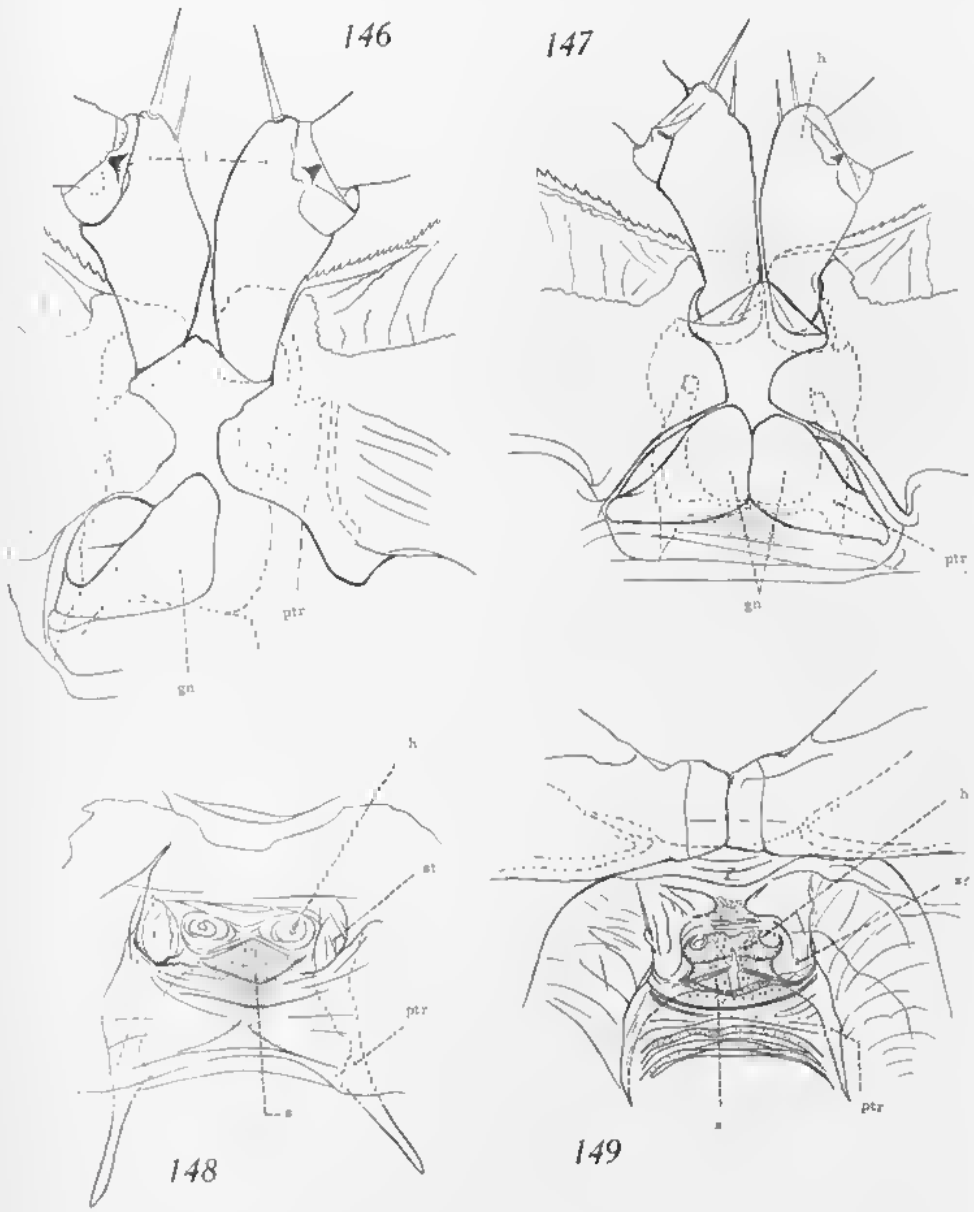


Fig. 146. — Larve d'Odontopygide sp. B à 66/6 diplosegments. Le gonopode gauche a été éliminé.

Fig. 147. — Larve d'Odontopygide sp. B à 66/5 diplosegments.

Fig. 148. — Larve d'Odontopygide sp. B à 70/2 diplosegments. Aspect de la 9e paire de pattes.

Fig. 149. — Larve d'Odontopygide sp. B à 74/1 diplosegments. Aspect de la 9e paire de pattes.

Source : MNHN, Paris

tendance à se dissocier (fig. 155), rappelant ce qu'on observe parfois dans d'autres groupes. Au stade final de cette régression, il reste deux nappes croisées attachées à une plage sclérifiée discoïdale (coxa), l'une d'entre elles au bord antérieur, l'autre au bord postérieur (fig. 151, 152). En outre, les fibres internes du muscle postérieur subsistent, mais sont, cette fois, nettement écartées.

Chez l'adulte (fig. 156) la plaque sclérifiée volumineuse montre un trachéo-dorsal (*td.p*) rejoignant le diplosegment VIII, et deux muscles très puissants partant de la poche trachéenne et aboutissant l'un ($tc.g^1$) à la base du bourrelet de

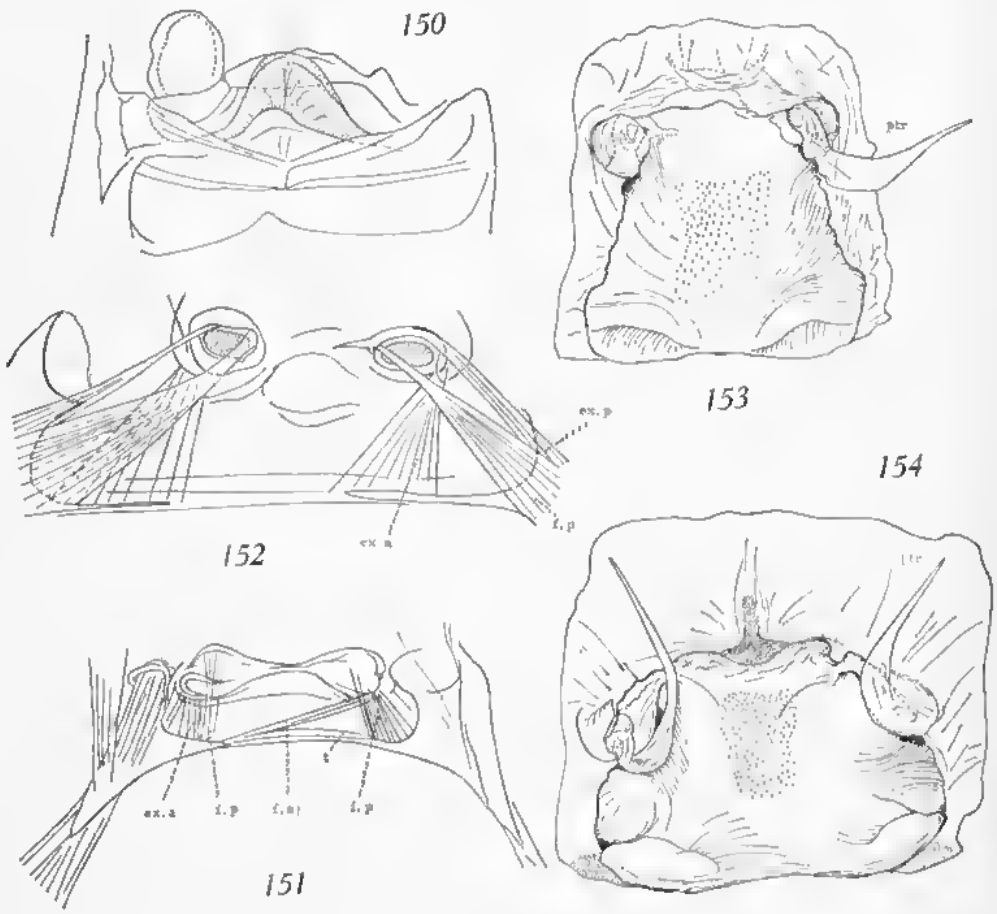


FIG. 150. — 9e paire de pattes d'une larve à 53/1 diplosegments de *Spirostreptus procerus medius* Dem.

FIG. 151. — 9e paire de pattes d'une larve à 65/1 diplosegments de *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch).

FIG. 152. — 9e paire de pattes d'une larve de *Spirostreptus olivaceus* Schub.

FIG. 153. — 9e paire de pattes d'un adulte de *Odontopyge aloysii-Sabaudiae* Silv., face inférieure.

FIG. 154. — 9e paire de pattes d'un adulte de *Haplothysanus socialis* (Carl), face inférieure.

l'orifice stigmatique, l'autre ($tc.g^2$), soit au bord antérieur de la plaque, soit au niveau d'un bourrelet en demi-lune (*br*) situé en arrière de la sclérification. Les muscles longitudinaux ventraux (*l.v*) existent, et réunissent les poches trachéennes membraneuses du vestige de la 9e paire de pattes aux poches trachéennes des gonopodes et des *P. 10*. Il existe souvent, en outre, des fibres transversales ténues, fibreuses situées dans le tiers postérieur de la pièce.

En résumé, chez les Odontopyges, les vestiges de la *P. 9* conservent donc les muscles trachéo-coxaux classiques d'une patte ambulatoire et les muscles longitudinaux ventraux.

Source : MNHN, Paris

B. — LES VESTIGES DE LA 9e PAIRE DE PATTES CHEZ LES SPIROSTREPTIDAE

1. — *INTRODUCTION.*

Si chez les Odontopygidae, la 9e paire de pattes subsiste, chez l'adulte, de façon incontestable, il n'en est pas de même chez les Spirostreptidae et pendant longtemps on a pu croire, avec H. W. Brölemann, que cette paire d'appendices avait complètement disparu chez l'adulte.

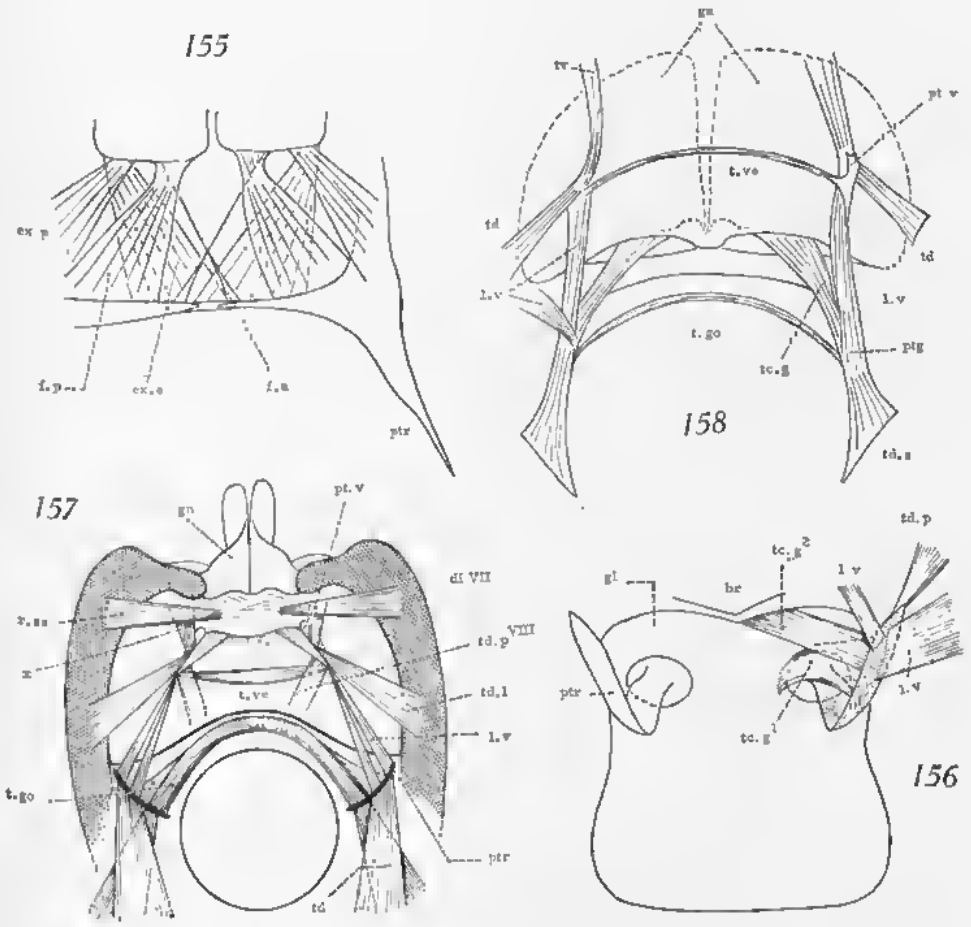


Fig. 155. — Musculature schématique de la 9e paire de pattes d'une larve à 61/4 diplosegments. Abréviations, page 185.

Fig. 156. — Musculature schématique de la paire de pattes 9 d'un adulte.

Fig. 157. — Musculature schématique de la 9e paire de pattes, en place, d'un adulte de *Graphidostreptus tugubris* (Bröl.). Face caudale. Abréviations, page 185.

Fig. 158. — Musculature schématique de la 9e paire de pattes d'une larve à 65/1 diplosegments de *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch). Ses rapports avec les ébauches gonopodiales.

Des recherches minutieuses permettent de retrouver les traces de ces appendices chez tous les Spirostreptidae (Demange, 1959, 1964) et les Harpagophoridae (Demange, 1964). Ces vestiges sont pratiquement invisibles extérieurement et seule l'étude de la musculature peut révéler leur existence. L'examen de plusieurs dizaines d'espèces a montré que la structure de ces vestiges est variable. On retrouve (fig. 159) une trace de sternite (*s*), souvent peu ou pas sclérifié, deux profondes invaginations (*iv*) correspondant, chacune, à un sac trachéen à peine soutenu par une faible armature et dont l'orifice est dissimulé à l'observation par des replis de la membrane transparente de la poche gonopodiale; parfois, enfin,

Source : MNHN, Paris

des sclérifications plus ou moins nettes (*m*), généralement en bosses ou en anneaux. Le tout est situé en arrière des gonopodes (fig. 157), mais placé très haut sur la paroi postérieure du sac gonopodial, près du bord postérieur de l'anneau VII. Les éléments sont très écartés les uns des autres, complètement dissociés, mais il semble que le territoire de la paire d'appendices vestigiaux, toujours en saillie, soit délimité par des replis verticaux (*rve*) et horizontaux (*rh*) déterminant une surface fortement bombée, quadrangulaire, semblable à la pièce sclérifiée des Odontopygidae (fig. 160, 166, 173). Parfois, les éléments appendiculaires et le

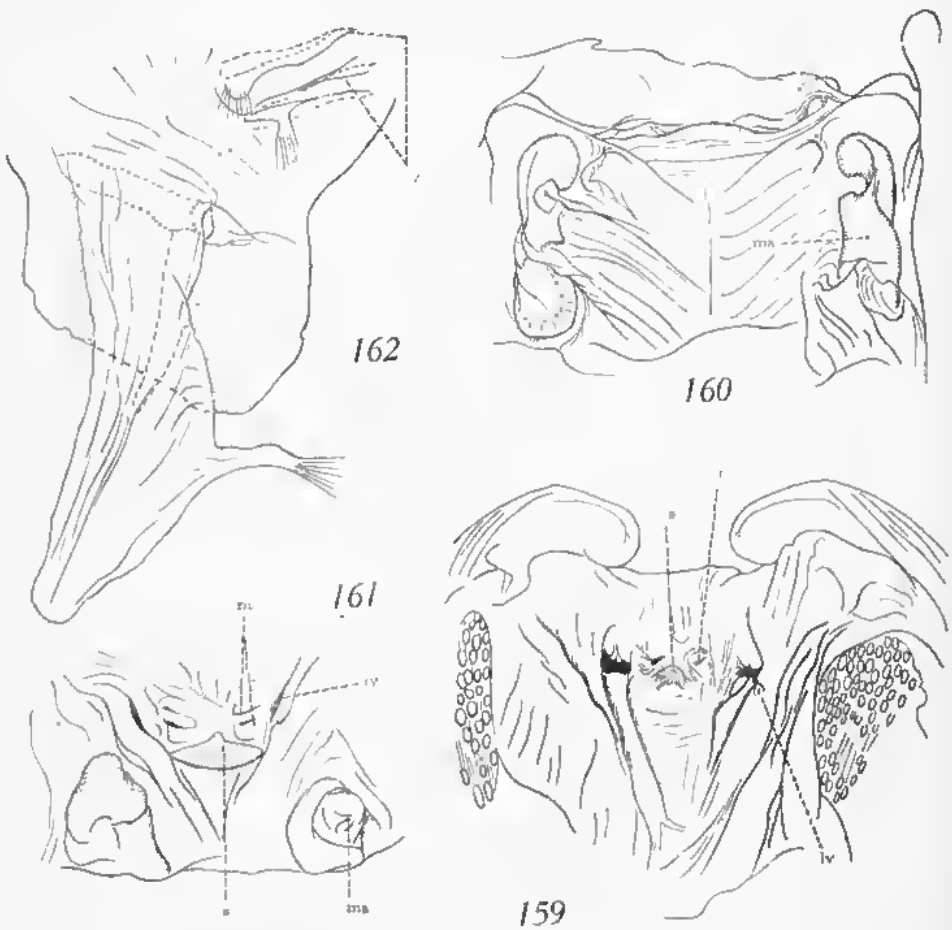


FIG. 159. — *Spirostreptus multisulcatus* Dem. Aspect de la *P. 9*, face supérieure.
FIG. 160. — *Graphidostreptus lugubris* (Brölemann). Aspect de la *P. 9*, face supérieure chez l'adulte.
FIG. 161. — *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch). Aspect de la *P. 9*, face supérieure, chez l'adulte.
FIG. 162. — *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch), adulte. Poche trachéenne et invaginations appendiculaires de la *P. 9*.

sternite se trouvent au fond d'une poche de faible profondeur, dont les angles latéraux sont prolongés par les invaginations trachéennes, et cette portion est souvent turgescente (fig. 166, 168, 171). Dans certains cas, les territoires correspondant aux coxae, quand il n'y a aucune sclérification, sont des invaginations un peu plus profondes, ou de simples replis parallèles ou circulaires concentriques (fig. 162, 164, 165, 166, 167).

2. — *MUSCULATURE DES VESTIGES.*

La musculature de plusieurs espèces caractéristiques a été étudiée récemment très en détail (DEMANGE, 1964). Rappelons ici que cette musculature est puissante, comparable à celle des pattes ambulatoires et des gonopodes.

Source : MNHN, Paris

Elle sera décrite ici chez trois espèces qui réalisent deux types de structures : complexe [*Termatodiscus nimbanus* Att. et *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch)] et simple [*Scaphiostreptus fulgens* (S. et Z.)]

Un fait capital est la présence, à peu près constante, *d'un muscle transversal* (*t.ve*) *réunissant les poches trachéennes entre elles* (fig. 157, 158) (1).

On sait déjà (p. 112) que ce muscle transversal n'existe pas aux pattes ambulatoires normales et *caractérise les gonopodes.*

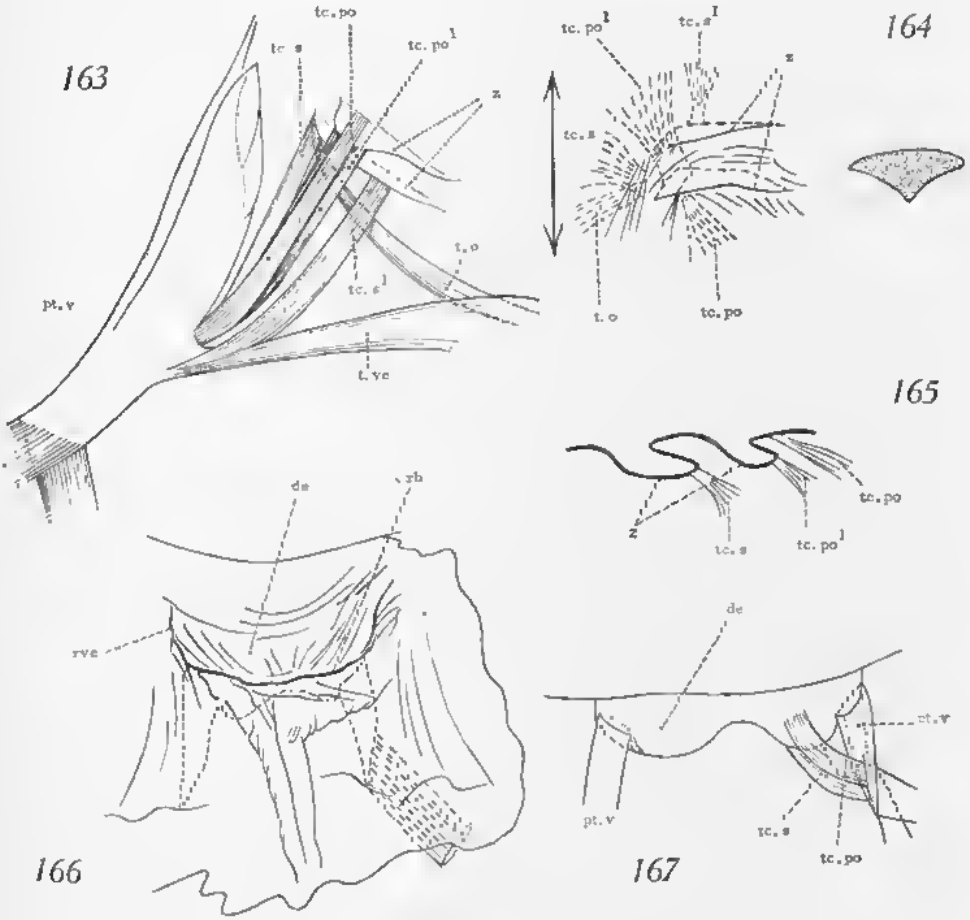


FIG. 163. — Musculature schématique de la 9e paire de pattes de *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch) vue côté cavité générale. Abréviations, page 185.

FIG. 164. — 9e paire de pattes de l'adulte de *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch) et ses faisceaux musculaires.

FIG. 165. — Coupe sagittale à travers les invaginations appendiculaires

FIG. 166. — 9e paire de pattes de l'adulte de *Scaphiostreptus fulgens* (S. et Z.).

FIG. 167. — Un aspect schématique de la 9e paire de pattes de *Scaphiostreptus fulgens* (S. et Z.).

Les faisceaux longitudinaux ventraux sont normaux, ainsi que les trachéo-dorsaux postérieurs (*td.p*) qui rejoignent les diplosegments VII et VIII, et parfois seulement le VIII^e. En outre, subsistent les faisceaux classiques trachéo-ventraux ou trachéo-latéraux attachés au diplosegment VII.

En ce qui concerne les muscles trachéo-coxaux, leur nombre varie et leurs points d'insertions sont plus complexes, suivant les espèces, mais ils réalisent un plan général commun : deux larges faisceaux superposés (*tc.po, tc.s*) (fig. 163, 171, 172), souvent décomposables en plusieurs muscles indiqués par leurs tendons (fig. 164, 165). Le faisceau le plus profond (*tc.po*), lorsqu'on examine la pièce par

(1) En l'absence d'un muscle transversal caractérisé, il existe, chez quelques espèces, un faisceau de fibres très fines [*Scaphiostreptus fulgens, Alloporus unciger* Schub, *Conchostreptus pictus* (Schub.)].

Source : MNHN, Paris

sa face ventrale, se rend à un territoire dorsal, le plus superficiel (*tc.s*), s'attachant dans une zone plus ventrale.

Voyons rapidement, chez quelques espèces, l'aspect des *P. 9* ainsi que sa musculature. Cette dernière est considérée vue côté cavité générale. Les poches trachéennes ne sont pas décrites pour chaque forme car leur aspect est, dans l'ensemble, identique.

Graphidostreptus tumuliporus (Karsch). — Le territoire appendiculaire présente, à sa base, près des gonopodes (fig. 161), une paire d'invaginations subconiques (*ma*), turgescentes au moment de l'accouplement. Le sternite (*s*) est bien dessiné, volumineux, dominé par deux replis (*m* ou *z*, fig. 161, 164, 165) latéraux, subhorizontaux, munis chacun d'une musculature en deux couches superposées issues de la poche trachéenne (*pt.v*) (fig. 162, 164, 165). La première couche, profonde, se divise en deux muscles dont l'un (*tc.po*) aboutit au niveau de l'ouverture de la fente (replis) supérieure, l'autre (*tc.po*^{1}) au fond de la légère invagination (*z*) constituée par le pli (fig. 163, 164). La seconde couche est également scindée en deux faisceaux dont l'un s'insère à l'angle externe (*tc.s*) de la fente inférieure, le second (*tc.s*^{1}) vers le milieu du repli (*z*). En outre, on remarque la présence d'un faisceau oblique (*t.o*) venant de la poche trachéenne opposée et rejoignant le faisceau latéral (*tc.s*). Le muscle transversal (*t.ve*) est très puissant.

Termatodiscus nimbanus Att. — Le territoire appendiculaire est étroit, en demi-cercle, et limité par des plis latéraux élevés entre lesquels s'ouvrent les poches trachéennes (*iv*) (fig. 168 à 170). Le sternite (*s*) en forme de croissant, se place sur un repli, en avant des vestiges (*m*), dont le contour varie suivant les individus. Ce sont tantôt de petites plages sclérifiées, tantôt des protubérances coniques (*pu*), qui sont, en réalité, les invaginations appendiculaires extroversées. A la base de ces saillies, on observe une série de replis annulaires.

Les muscles trachéo-coxaux sont disposés en deux couches (fig. 171, 172). La nappe profonde s'attache à la base de la capsule (*m*) et se décompose en trois muscles : un latéro-interne (*tc.po*), un latéro-externe (*tc.po*^{1}) et un faisceau croisant le premier (*tc.po*^{2}) et s'attachant au bord latéral externe. La nappe superficielle est composée de deux faisceaux (*tc.s*, *tc.s*^{1}) aboutissant au repli annulaire enserrant la base de la capsule. En outre, on remarque un muscle oblique (*t.o*) issu de la poche trachéenne opposée, et aboutissant au niveau du *tc.s*. Le muscle transversal est bien visible.

Scaphiostreptus fulgens (S. et Z) (fig. 166-167). — Pas de sclérite ni de sternite visibles. Seules se remarquent de simples invaginations peu profondes (*de*) situées au fond d'une dépression carrée dont les angles sont occupés par les poches trachéennes. Il y a deux couches musculaires trachéo-coxales (*tc.po*, *tc.s*). La couche profonde (*tc.po*) débute à la pointe de la poche trachéenne, contre un bourrelet oblique et aboutit au niveau de la fente de l'invagination. La couche superficielle (*tc.s*) part de la face interne de la poche trachéenne et rejoint le fond de l'invagination appendiculaire. Les deux couches sont difficiles à séparer et il n'y a pas de muscle transversal visible.

3. — *REMARQUES*

D'après ce qui précède une première remarque s'impose : on observe la présence d'un muscle oblique (*t.o*) partant d'une poche trachéenne pour aboutir aux rudiments appendiculaires opposés. C'est le cas de *Cladostreptus thalattophilus*, *Spirostreptus olivaceus*, *Epistreptus parilis*, *Scaphiostreptus sp.*, *Termatodiscus nimbanus*, *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch). Or, il est curieux de constater que, à part quelques rares exceptions, la présence du muscle oblique (*t.o*) implique celle d'une musculature trachéo-coxale à structure complexe, disposée en deux couches. Chez les autres espèces sans muscle oblique les trachéo-coxaux forment deux couches simples.

Le second fait important : le muscle transversal, presque toujours présent, a un développement variable suivant les espèces, et on ne peut établir une relation de cause à effet entre ce degré de développement et celui des éléments appendiculaires vestigiaux. De même, aucune relation quantitative ne semble exister entre le muscle oblique et les sclérifications.

Source : MNHN, Paris

C. — LES VESTIGES DE LA 9e PAIRE D'APPENDICES CHEZ LES CAMBALOIDES

Les vestiges sont beaucoup plus importants chez ce groupe que chez les Spirostreptides et leur présence est incontestable. Pour ne pas allonger inutilement le texte, une seule espèce, *Pseudonannolene longicornis sebastianus* Bröl., sera choisie

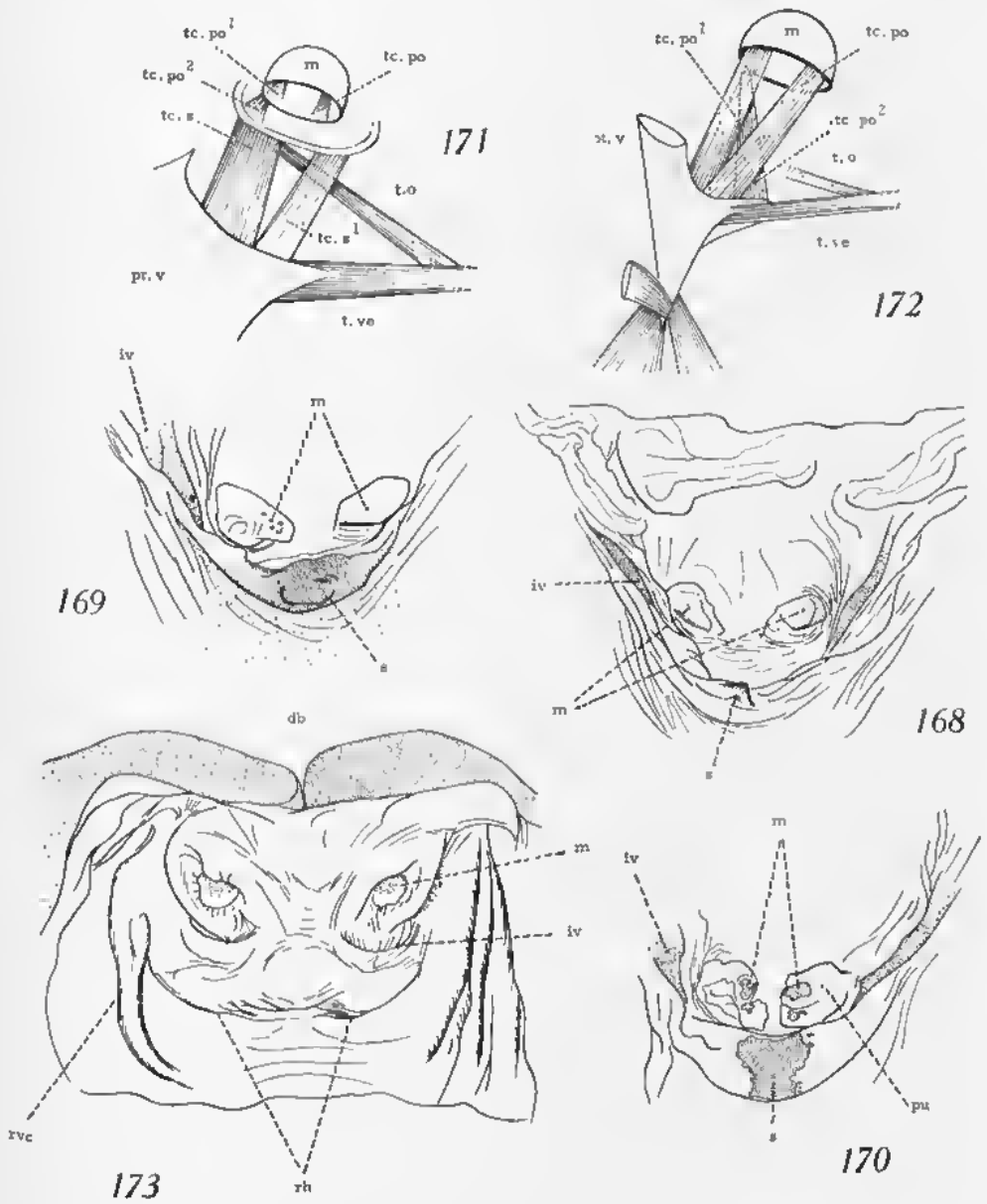


FIG. 168. — 9e paire de pattes de l'adulte de *Termatodiscus nimbanus* Alt.

FIG. 169. — 9e paire de pattes de *Termatodiscus nimbanus* Att.

FIG. 170. — 9e paire de pattes de *Termatodiscus nimbanus* Att.

FIG. 171. — Musculature schématique de la *P. 9* de *Termatodiscus nimbanus* Alt. Couche superficielle, vue côté cavité générale. Abréviations, page 185.

FIG. 172. — Musculature schématique de la *P. 9* de *Termatodiscus nimbanus* Att. Couche profonde, vue côté cavité générale.

FIG. 173. — Aspect de la *P. 9* de *Thyropisthus orthurus* (Silv.).

Source : MNHN, Paris

parmi celles qui ont été étudiées. La forme des poches trachéennes de ses gonopodes est peut-être susceptible de fournir des renseignements sur l'origine des vestiges de la *P. 9*. En effet, ces vestiges peuvent être le témoignage d'une paire de pattes en régression, ou, au contraire, les éléments de futurs organes copulateurs.

La 9e paire de pattes des Cambaloides présente des éléments très caractéristiques : le sternite y est bien dessiné, volumineux (fig. 174), et les poches trachéennes sont des baguettes sclérifiées sur la presque totalité de leur surface; seule une petite portion, proche de l'orifice trachéen, est membraneuse. Il n'y a aucune trace visible des coxoïdes, sinon une petite invagination, dans le prolongement latéral du sternite, sur laquelle les muscles trachéo-coxaux viennent s'attacher. Le muscle transversal, typique des gonopodes (*t.ve*), est très puissant.

Les rudiments appendiculaires ne sont donc pas des appendices ambulatoires régressés mais, au contraire, des membres différents, d'un type gonopodial.

Si l'on compare les vestiges des Cambaloides avec ceux des Spirostreptides, il est évident qu'ils ne sont pas à un même stade de développement; non seulement à cause de l'absence complète de sclérifications appendiculaires, mais aussi parce que les poches trachéennes des Spirostreptoides sont membraneuses, avec seulement parfois une simple armature sclérifiée. Il semble que la 9e paire de pattes des Cambaloides soit à un stade de différenciation gonopodiale plus avancée que chez les Spirostreptides.

D. — INTERPRÉTATION DES FAITS ET CONCLUSIONS

Les appendices rudimentaires du diplosegment VII, *tous postérieurs*, ne sont pas rares chez les Diplopodes : on les retrouve chez les Craspedosomides, Chordeumides, Pseudonannolene, *Callipus* (1), etc. Mais dans ces groupes, et plus particulièrement chez les deux premiers, les appendices sont reconnaissables par leurs poches trachéennes et leur sternite sclérifiés, ainsi que par leur vestige de télopodite (fig. 86). Il n'en est pas de même chez les Spirostreptides et Nannolénides, par exemple, où ils sont souvent passés inaperçus. Leur particularité, dans ce cas, est précisément la discrétion des plages sclérifiées externes et *la présence constante, à des degrés de développement divers, d'un muscle transversal qui est caractéristique d'organes copulateurs spécialisés.* La présence de ce muscle est la preuve de leur nature de pattes copulatrices, avec leur structure actuelle fixée dans un état qui représente, vraisemblablement, une des étapes de la spécialisation de ces organes. En d'autres termes, nous considérons que les différentes images décrites ici, ou dans la note de 1964, correspondent à quelques-uns des stades jalonnant la transformation d'une paire de pattes ambulatoires en pattes copulatrices, le développpement post-embryonnaire nous ayant appris le processus de régression de la paire de pattes elle-même. Les pattes 9 des Nannolenides et des Spirostreptides ne seraient pas des appendices en voie de disparition, comme on le pensait jusqu'ici (cf. Buölemann), mais, au contraire, des organes nouveaux, de néoformation, remplaçant les premiers et dont la destinée est gonopodiale. Il n'est, pour s'en convaincre, que de jeter un coup d'œil sur les figures représentant les muscles des différentes espèces (Demange, 1964). Cette notion de néoformations expliquerait le regroupement des éléments constaté chez les Odontopygides à des stades proches du dernier, et annonçant la plaque sclérifiée de l'adulte.

La présence des faisceaux obliques (*t.o*), homologues de muscles plus puissants de la patte ambulatoire (fig. 155, *f.a*), accompagnant le muscle transversal, nouveau et gonopodial, précise la place à réserver à ces espèces par rapport à celles qui en sont dépourvues. Ces fibres obliques (*t.o*) de la *P. 9* sont bien identiques aux muscles trachéo-coxaux des pattes ambulatoires, car dans le stade qui précède le stade adulte, et plus encore dans les stades antérieurs, des fibres identiques existent, en même temps que la paire de pattes elle-même montre encore une structure de pattes ambulatoires (fig. 151).

Comme il a déjà été dit (p. 112), c'est le muscle coxal qui est à l'origine du faisceau transversal. La puissance de celui-ci, qui peut être réduite à une fibre,

(1) Voir chapitre V.

Source : MNHN, Paris

est un autre élément de comparaison. De même la disposition des muscles trachéocoxaux en deux couches simples est à rapprocher de celle, de même type, de *Graphidostreptus tumuliporus* par exemple, chez lequel les muscles de chaque couche se différencient en plusieurs muscles avec leurs tendons se raccordant à des replis précis. Ces muscles multiples sont homologues à ceux de la patte ambulatoire, où l'on reconnaît en effet les mêmes tendons correspondant à ces faisceaux; il suffit de comparer entre elles les figures 155 et 163 par exemple. Généralement, à des faisceaux complexes correspondent de simples fibres transversales.

Ces structures ne donnent qu'une idée générale du phénomène évolutif des gonopodes chez les Diplopodes, Spirostreptides en particulier, car la tachygenèse pourrait soustraire à l'observation des degrés de régression ou de développement. D'autre part, il est possible que plusieurs processus de transformation aient présidé à l'acquisition des organes spécialisés. Par exemple, certains groupes comme *Cambala annulata*, les Cambaloides, Spirobolides, montrent des organes dont la structure générale d'appendices est bien conservée, tandis que chez d'autres comme les Spirostreptides, la transformation a complètement effacé cette structure.

Quoiqu'il en soit, l'étude des gonopodes des Diplopodes en général montre bien chez la *P. 9*, dont la musculature prend des aspects variés, l'évolution générale de ces pattes en relation avec celle du groupe : pattes ambulatoires normales (Polydesmides), pattes ambulatoires atrophiées mais reconnaissables (Craspedosomides, Chordeumides), pattes rudimentaires mais gonopodiales (Spirostreptides), rudiments appendiculaires mieux différenciés (Nannolene), gonopodes (Spirobolides, Iulides).

Toutefois, nous pensons qu'on doive considérer séparément l'évolution des deux paires d'appendices *P. 8* et *P. 9*. La 9e paire semble être « en retard » sur la précédente (*P. 8*), dont l'apparition est peut-être plus ancienne : aucun groupe de Diplopodes ne présente de *P. 8* sous la forme ambulatoire normale mais des appendices modifiés dont la hanche est très volumineuse et le télopodite considérablement réduit. Ces appendices présentent donc le degré de spécialisation le plus rudimentaire, offrant encore certaines caractéristiques de la paire de pattes ambulatoires (télopodite réduit, absence de rainure séminale). D'autre part, à une paire de pattes 8 peu modifiée (télopodite encore visible sous forme de rudiments), se trouve associée une paire de pattes 9 hautement spécialisée ou inversement; ainsi les Polydesmides ont une paire de pattes 9 ambulatoire associée à des organes copulateurs bien individualisés (avec rainure séminale), *Spirobolus* possède des gonopodes (*P. 9*) en même temps qu'une paire de pattes 8 peu modifiée, les Spirostreptides montrent des gonopodes (8e) très spécialisés associés à des rudiments gonopodiaux peu apparents, etc.

Le tableau suivant résume, dans les grandes lignes, les modifications des *P. 8* et *P. 9* rencontrées chez les Diplopodes Chilognathes (Colobognathes exclus).

Polydesmides	Gonopodes (télopodite avec rainure).	Pattes ambulatoires fonctionnelles.
Craspedosomides ...	Appendices peu modifiés (vestiges de télopodite sans rainure).	Pattes atrophiées.
Odontopyges	Gonopodes (télopodite avec rainure).	Rudiments appendiculaires (plaque, sans muscle transversal).
Spirostreptides	Gonopodes (télopodite avec rainure).	Rudiments gonopodiaux.
Nannolene	Appendices peu modifiés (rudiments de télopodite sans rainure).	Rudiments gonopodiaux plus différenciés.
Spirobolides Iulides	Appendices peu modifiés (rudiments de télopodite sans rainure).	Gonopodes (télopodite avec rainure).

Source : MNHN, Paris

En résumé les appendices du VII[e] anneau, tout en ayant la même destinée, et en suivant le même processus de transformation, depuis la patte ambulatoire normale jusqu'au gonopode le plus spécialisé, sont à des degrés de spécialisation différents. *Ils gardent leur autonomie*, restant complètement indépendants l'un par rapport à l'autre. Actuellement la *P. 8*, d'apparition plus ancienne que la suivante, présente, chez les différents Chilognathes, des états de transformation moins progressifs que la *P. 9* par suite de la contraction tachygénétique qui soustrait à l'observation des stades intermédiaires; il en résulte des lacunes plus importantes

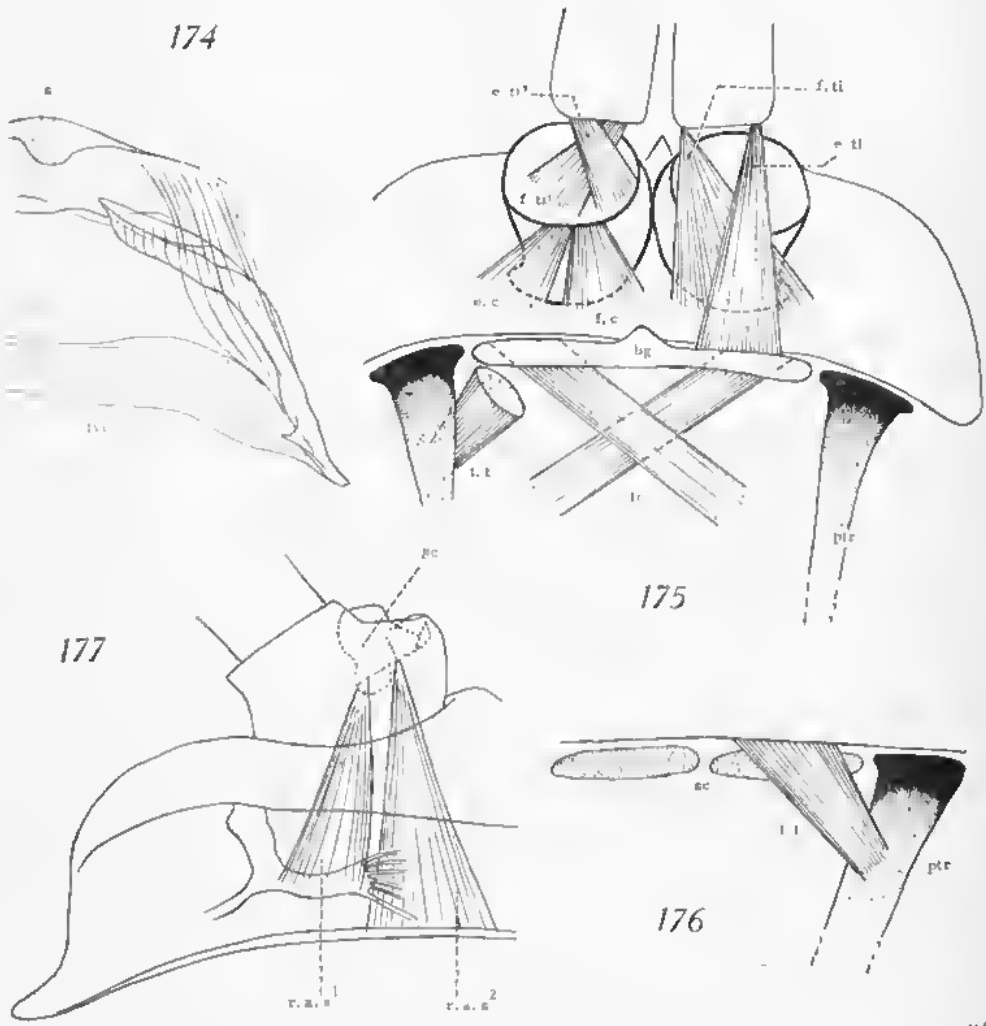


Fig. 174. — Musculature de la *P. 9* de *Pseudonannolene longicornis sebastianus* Brôl. Côté cavité générale. Abréviations, page 185.

Fig. 175. — Musculature schématique de la 1re paire de pattes d'un ♂ de *Spirostreptus assiniensis* Att., face orale. La bride sternale est isolée pour la clarté du dessin.

Fig. 176. — Détail schématique de l'insertion du muscle *t. t* sur le coxosternum, face caudale. Les sclérites intercalaires sont en grisé.

Fig. 177. — Musculature schématique de la poche coxale d'une patte de *Polyzonium germanicum* Brandt. Abréviations, page 185.

que pour la paire de pattes 9. C'est ainsi que l'on rencontre, presque sans transition, des *P. 8* à peine transformées chez les Iulides, Cambalides, Spirobolides et des organes très modifiés chez les Spirostreptides et *Callipus*, en passant par des appendices intermédiaires (Craspedosomides, Polydesmides). Les *P. 9* réalisent, au contraire, une série beaucoup plus progressive, depuis la paire d'appendices ambulatoires jusqu'aux gonopodes, en passant par des séries de rudiments gonopodiaux.

Il existe donc un décalage entre les deux paires de pattes du VII[e] diplosegment, l'un étant « en retard » sur l'autre. Ce décalage et les structures diverses des

Source : MNHN, Paris

organes copulateurs rencontrés chez les Chilognathes en général sont d'interprétation délicate, mais pourraient être le résultat d'un arrêt de croissance sous l'influence d'un phénomène de nature encore inconnue. Toutefois, le degré de différenciation des uns a été induit à un stade de différenciation donné autre que celui des autres. Par exemple, les appendices peu modifiés (*P. 8*) des Spirobolides, Iulides, Nannolenides et les gonopodes très spécialisés (*P. 8*) des Polydesmides, Spirostreptides, Callopoides, etc.

Les causes de ce phénomène nous échappent actuellement mais il est possible qu'elles s'identifient aux actions hormonales d'une glande encore inconnue, dont nous envisageons la recherche.

Lorsque les futurs gonopodes croissent, au cours du développement post-embryonnaire, la 9e paire de pattes décroît chez les Spirostreptoidea; il faut donc envisager soit des actions différentes régissant, séparément, les deux phénomènes, soit une même action agissant sélectivement ou à des degrés différents sur les deux paires d'appendices.

Ceci nous amène à rapprocher, dans une certaine mesure, le phénomène de ralentissement ou d'arrêt de développement présentés par la *P. 9* des Spirostreptoidea mais qui peuvent être étendus aux pattes copulatrices de l'ensemble des Chilognathes, d'un phénomène très curieux, la périodomorphose, propre à quelques rares Diplopodes comme *Tachypodoiulus albipes* (C. L. K.) et *Schizophyllum sabulosum* (L.).

K. W. Verhoeff, auteur de cette découverte, nomme périodomorphose la faculté qu'ont certains ♂ adultes, leur fonction procréatrice accomplie, de muer pour donner naissance à un ♂ dit intercalaire. Le ♂ intercalaire présente des gonopodes (*P. 8* et *P. 9*) à l'état larvaire. La première paire de pattes, transformée en crochet non articulé chez le ♂ adulte, perd sa spécialisation, le télopodite étant de nouveau pluriarticulé. Après une période intermédiaire, d'une durée plus ou moins longue, l'animal reprend, à l'occasion d'une nouvelle mue, les caractères du ♂ avec gonopodes normaux et paire de pattes 1 en crochet. Il redevient apte à copuler à nouveau. Cette alternance de phases (périodomorphose) se reproduirait plusieurs fois; en outre, le ♂ intercalaire pourrait donner, plusieurs fois de suite, de nouveaux ♂ intercalaires (Halkka, 1958, Sahli, 1958, 1961). Les gonopodes et la première paire de pattes se présentent, au cours des stades intercalaires successifs, comme des ébauches d'appendices de formes larvaires de plus en plus jeunes et sous un volume de plus en plus faible. Il ne peut s'agir ici de régression des organes mais simplement d'une inhibition de plus en plus accentuée du développement des caractères sexuels, puisque la *P. 1* redevient une patte normale (disparition de caractères sexuels secondaires) et que les gonopodes reprennent les caractères d'ébauches gonopodiales.

Ne peut-on envisager alors que la glande dont nous soupçonnons l'existence régisse, entre autres, les caractères sexuels ? La structure des gonopodes, caractères sexuels par excellence, de même que les modifications de certains appendices (*P. 1*), des pièces buccales, du clypeus, etc., seraient sous une influence hormonale qui pourrait être du type androgène des Crustacés, puisque ces spécialisations ne s'observent que chez les ♂.

Chez *Tachypodoiulus albipes*, et en général chez les espèces présentant un processus de périodomorphose, l'activité hormonale de la glande androgène présumée, serait diminuée ou supprimée, en tout cas sujette à des fluctuations, pendant les stades qui suivent la maturité sexuelle. Ceci expliquerait, non seulement la présence d'un télopodite multiarticulé à la *P. 1* des ♂ intercalaires, morphologie voisine d'un membre normal (disparition du caractère sexuel secondaire) mais aussi la présence de gonopodes, de stades larvaires, moins différenciés que chez l'adulte normal.

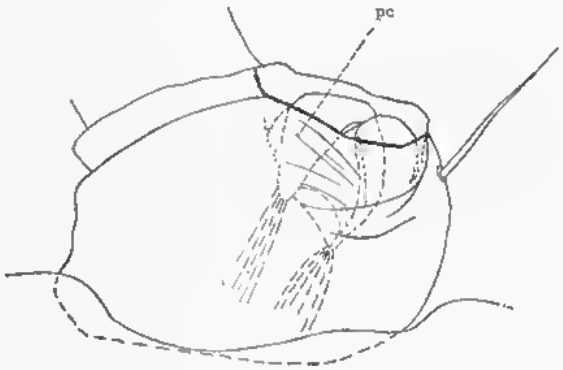
La *P. 9* des Spirostreptoidea et de certains Cambaloidea, ne présentant que des rudiments gonopodiaux plus ou moins développés, obéit à un phénomène hormonal analogue. Le développement des ébauches gonopodiales a été induit à un stade de différenciation précoce puisque ces gonopodes (*P. 9*) de l'adulte restent rudimentaires. L'hypothèse, en outre, peut être généralisée à l'ensemble des Chilognathes dont les gonopodes (*P. 8* et *P. 9*) sont à des degrés très divers de spécialisation, témoignage de leur induction à un stade de différenciation propre, non seulement à chaque groupe, mais aussi à chaque paire d'appendices.

Source : MNHN, Paris

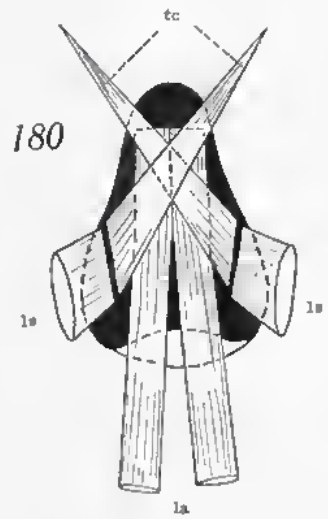
CHAPITRE V

LA SEGMENTATION APPARENTE DU TRONC ET LES GONOPODES

Les Colobognathes, premier ordre des Chilognathes, sont très différents des autres Chilognathes par beaucoup de caractères, et plus particulièrement par la structure et l'emplacement des gonopodes. La structure des pattes copulatrices est très simple, elle rappelle celle d'une patte ambulatoire à peine modifiée; mais si l'on compte, chez les Chilognathes, sept paires de pattes ambulatoires, entre la tête et les gonopodes, il en existe huit paires chez les Colobognathes, de sorte que les gonopodes sont les 9e et 10e paires d'appendices. Cette différence fondamen-



178



180

179

FIG. 178. — Poche coxale d'une patte de *Polyzonium germanicum* Brandt avec les deux tendons des muscles rétracteurs.

FIG. 179. Sclérite postgonopodial de *Callipus foetidissimus* Savi, face supérieure. Le sternite (*s*) de la 9e paire de pattes ambulatoires a été conservé.

FIG. 180. — Musculature schématique du sclérite postgonopodial de *Callipus foetidissimus* Savi. La *P. 9* est supposée se placer en haut de la figure.

Source : MNHN, Paris

tale a conduit les auteurs à formuler des hypothèses contradictoires. Pour H. W. Brölemann les gonopodes (9e et 10e paires de pattes) appartiennent au VIIe diplosegment, le IVe anneau portant deux paires d'appendices au lieu d'une seule chez les autres groupes. L'opinion des autres auteurs, y compris S. M. Manton (1961) est que les anneaux II à IV ne portent qu'une seule paire de membres. Les gonopodes sont, par conséquent, les appendices postérieur et antérieur des VIIe et VIIIe diplosegments.

La musculature de *Platydesmus lankesteri* Bröl., décrite dans la seconde partie (p. 18) apporte les documents nécessaires pour trancher la question (fig. 1) On remarque, en effet, que certaines paires de pattes présentent un muscle sterno-dorsal (*sd*) qui est caractéristique d'un membre antérieur de diplosegment (cf. p. 41). Dans ces conditions, les paires de pattes 1, 2, 3, 4, 6 et 8 représentent les membres antérieurs des anneaux II, III, IV, V, VI et VII; il en résulte que la thèse de H. W. Brölemann n'est pas soutenable, le IVe diplosegment ne possédant qu'une seule paire de pattes, la 3e, et que les gonopodes sont bien placés en arrière et en avant des VIIe et VIIIe anneaux.

Comment expliquer le décalage des organes copulateurs constaté chez les Colobognathes ? Les pattes copulatrices de ce groupe doivent-elles être considérées comme le résultat de la transformation de paires d'appendices différentes de celles des autres Chilognathes ? *Callipus* apporte des documents montrant que le problème n'est pas aussi simple.

A. — CAS PARTICULIER DES CALLIPUS

Nous avons vu qu'il existe chez *Callipus*, en avant et en arrière des gonopodes, une large plaque sclérifiée, en rapport avec les gonopodes d'une part, et les pattes ambulatoires précédente et suivante, d'autre part (fig. 181). La plage sclérifiée antérieure, bombée, est arrondie, tandis que la postérieure (fig. 179) est piriforme, légèrement boursouflée, flanquée de lames latérales foncées; sa partie la plus large se raccorde à l'angiocoxite des gonopodes.

Les auteurs ne sont pas d'accord quant à l'origine de ces pièces, K. W. Verhoeff y voit un sternite dédoublé des gonopodes, tandis que H. W. Brölemann assimile les « coussinets » à des épaississements de la paroi du sac gonopodial.

Trois sortes de muscles aboutissent à ces plaques, plus particulièrement à la postérieure (fig. 180, 181) :

a) une paire très allongée (*l.a*), venant de la pointe de l'angiocoxite;

b) une paire latérale (*l.s*), courte, allant aux poches trachéennes de la 9e paire de pattes ambulatoires;

c) une paire de *faisceaux chiasmatiques* (*tc*) partant du point d'insertion des muscles précédents et rejoignant les *hanches* de la 9e paire de pattes ambulatoires.

La plaque sclérifiée antérieure (*spg*) possède seulement à son bord postérieur un muscle (*tc'*) d'ailleurs confondu avec celui qui s'attache au gonopode (*tc*).

Les muscles chiasmatiques (*tc*) de la plaque postérieure peuvent servir de base à une interprétation. Ils sont, en effet, homologues aux faisceaux trachéo-coxaux intersegmentaires des pattes ambulatoires (1). Rappelons que ces muscles, de deux sortes, se rendent aux coxites de la paire d'appendices correspondante, et aux coxites de la paire suivante. La plage sclérifiée postérieure peut donc être considérée comme un vestige trachéo-sternal correspondant à une paire d'appendices disparue, les chiasmatiques étant des trachéo-coxaux intersegmentaires allant aux coxites des appendices suivants. Les deux autres paires de faisceaux musculaires sont, très probablement, dans ce cas, des longitudinaux ventraux en

(1) On pourrait, évidemment, rétorquer que les muscles chiasmatiques de la sclérification pourraient être équivalents des chiasmatiques de la paire de pattes 9. Il n'en est rien, les deux paires chiasmatiques appendiculaires et interappendiculaires sont présents dans ladite paire de pattes. Il s'agit donc bien de faisceaux chiasmatiques particuliers.

Source : MNHN, Paris

continuité avec ceux des autres appendices et des gonopodes. Ceci permet d'affirmer, en outre, que les pointes angiocoxales sont équivalentes à des poches trachéennes ou, tout au moins, possèdent certains éléments trachéens.

La 9e paire d'appendices de *Callipus* serait donc vestigiale, comme chez les Spirostreptidae (1). La 9e paire de pattes apparente, ambulatoire, considérée classiquement comme suivant les gonopodes, devrait donc représenter les appendices antérieurs du VIIIe diplosegment. Il n'en est rien, la musculature trachéodorsale et sa composition nous confirme qu'il s'agit, bien au contraire, *d'une paire de pattes postérieures et qu'elle appartient au VIIe anneau.*

Il existe donc, chez *Callipus*, *un vestige trachéo-sternal d'un appendice supplémentaire du VIIe anneau*, entre les gonopodes et la 9e paire de pattes ambulatoires.

Dans ces conditions, la plaque sclérifiée antérieure n'est-elle pas homologue de la postérieure ? Rien ne permet de l'affirmer car, en fait, aucun muscle particulier, semblable à ceux qui viennent d'être décrits, n'y aboutit. Tout au plus remarque-t-on un faisceau (*tc'*) venant de la poche trachéenne de la 7e paire de pattes (fig. 181). On peut envisager que le muscle (*sd*) (fig. 79) allant de l'angiocoxite à la partie dorsale du VIIe segment et qui prend naissance sur une bride,

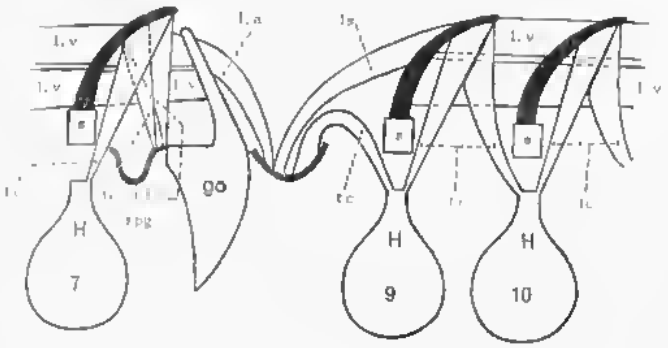


FIG. 181. — Schéma musculaire des appendices de la région gonopodiale. Les appendices sont désarticulés et seules les coxae sont représentées. Les sclérifications pré et postgonopodiales sont en trait gras. Abréviations, page 185.

d'homologation difficile, pourrait appartenir à la sclérification, mais le raisonnement est discutable. Tout au plus peut-on écrire qu'il n'est pas impossible que la plage antérieure soit un vestige trachéo-sternal.

La découverte de la musculature, incontestablement trachéo-sternale, de la sclérification postérieure, éclaire d'un jour nouveau le problème soulevé précédemment concernant le décalage dans la position des gonopodes chez les Colobognathes et les autres Chilognathes. En effet, chez *Callipus*, on retrouve les séries musculaires des pattes ambulatoires normales à peu près conservées, et l'on est tenté d'établir des homologies entre les appendices de *Callipus* et leurs dépendances et ceux des Colobognathes (fig. 182). On constate alors que la 7e paire de pattes ambulatoires est la paire postérieure du diplosegment VI dans les deux groupes, mais à partir du VIIe anneau de *Callipus* il semble, si l'on considère la sclérification antérieure comme un vestige, qu'une condensation de deux diplosegments en un seul anneau ait eu lieu. La plaque antérieure de *Callipus* correspondrait à la 8e paire de pattes ambulatoires des Colobognathes, les gonopodes de *Callipus* (*x*) seraient homologues aux gonopodes (*x*) (*P. 9*) des Colobognathes, la plaque sclérifiée postérieure (*y*) identique aux gonopodes (*P. 10*) (*y*) des Colobognathes et, enfin, la 9e paire ambulatoire de *Callipus* à la 11e paire ambulatoire des Colobognathes.

Chez *Callipus*, le VIIe anneau représenterait donc les VIIe et VIIIe diplosegments des Colobognathes, et la 9e paire de membres serait, comme chez les

(1) Un rapprochement peut d'ailleurs être fait entre la sclérification et le trachéo-sternite des Odontopyges ainsi que les vestiges de la 9e paire de pattes des Siemmulolulea. La forme en est même identique chez ces derniers. Chez *Callipus* la poche trachéenne des vestiges est totalement confondue avec le sternite.

Source : MNHN, Paris

Spirostreptoidea, à l'état vestigial mais à un stade de régression accentuée, le muscle transversal, les poches trachéennes et les trachéo-dorsaux faisant défaut. *Callipus* pourrait être considéré comme un intermédiaire, avec ses vestiges appendiculaires bien conservés, entre les Colobognathes et les autres Chilognathes. Ces derniers n'auraient gardé aucune trace visible de la coalescence diplosegmentaire de *Callipus*, les vestiges n'étant pas reconnaissables, mises à part certaines formations énigmatiques que nous avons trouvées chez les Spiroholides et les Spirostreptides. Il est possible qu'elles représentent les seules traces visibles des

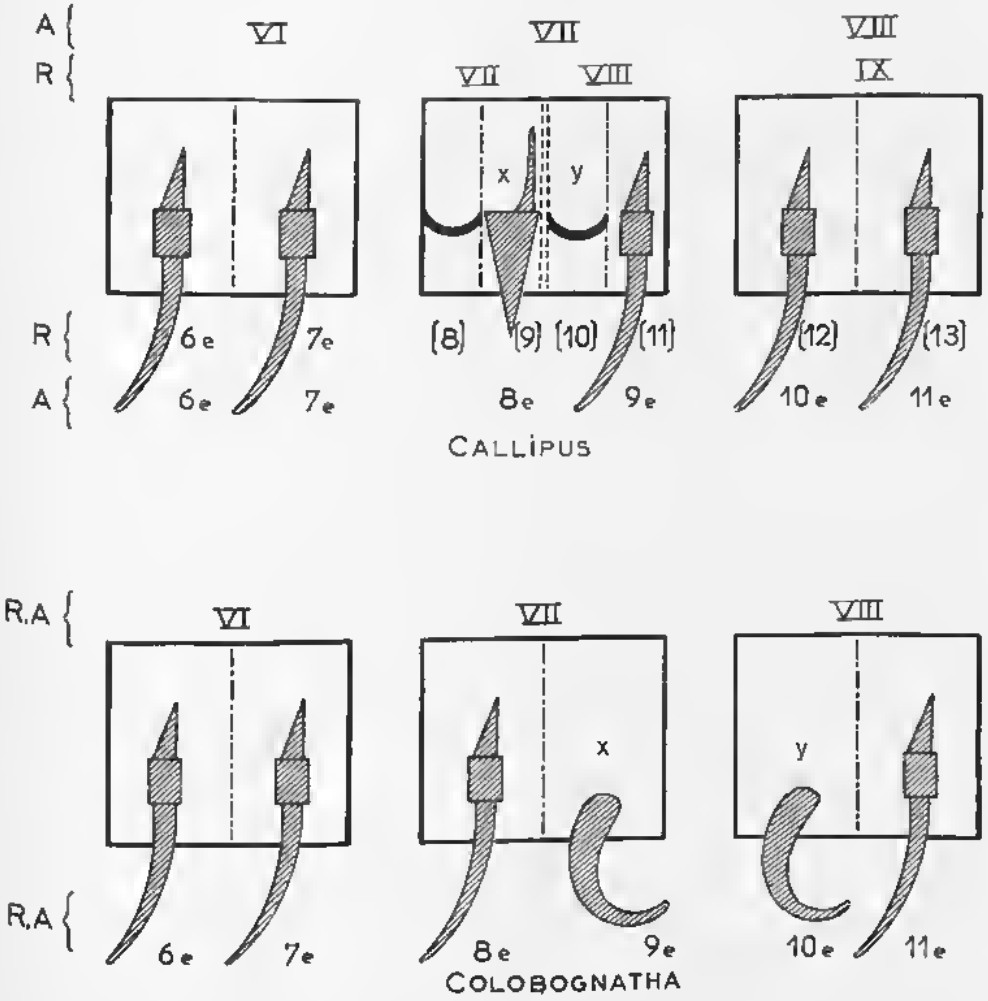


FIG. 182. — Schémas comparatifs des anneaux VI à VIII de *Callipus* et des Colobognathes. Les chiffres romains représentent les numéros des diplosegments (métamères limités par un tireté). Ceux de la ligne supérieure A sont les anneaux apparents, ceux de la ligne inférieure R, les anneaux réels. Il en est de même pour les paires d'appendices (hachures) y compris les pattes copulatrices *x*, *y*, abstraction faite des vestiges appendiculaires du thorax. L'anneau apparent VII de *Callipus* réunit les VII[R] et VIII[R] des Colobognathes, la limite de chaque diplosegment étant indiquée par un double tireté.

éléments disparus. Il s'agit d'un complexe trachéo-musculaire, doublé, chez les Odontopygides (*Peridontopyge*, par exemple), d'une sclérification prégonopodiale identique à celle de *Callipus*, situé au niveau des poches trachéennes des 7e et 9e pattes ambulatoires, en avant et en arrière des gonopodes. Les muscles sont des longitudinaux ventraux courts, qui viennent s'insérer sur la chitine de la poche gonopodiale, à proximité de la face ventrale de l'anneau. Les fibres sont mêlées à de fines trachées débouchant à l'extérieur du sac. Les orifices des trachées constituent une plage assez bien délimitée. En outre, des replis, avec de petites invaginations comme celles rencontrées à la *P. 9*, chez les Spirostrep-

Source : MNHN, Paris

toidea, sont nettement visibles. Le muscle longitudinal ventral normal existe et réunit les poches trachéennes entre elles, mais il en existe un second entre la poche de la paire d'appendice et la chitine souple du sac. De plus, partant du bord latéro-ventral des VI[e] et VII[e] anneaux, une paire de muscles rejoignent les points d'insertion des longitudinaux « poche-sac ». Les muscles latéraux (*r.sa*) insérés sur le sac gonopodial sont généralement présents chez tous les Diplopodes et les faisceaux (*x*) (poche *P.9*-sac), très souvent visibles (fig. 157). Le problème, toutefois, n'est que soulevé ici; la question sera traitée, plus en détail, ultérieurement. Chez les autres Chilognathes, des traces des éléments trachéosternaux pourraient être encore visibles sur le sac gonopodial.

En conclusion, la différence fondamentale dans la position des gonopodes existant entre les Colobognathes et les autres Chilognathes, n'est qu'apparente, par suite de la coalescence, chez les Chilognathes, des deux diplosegments VII et VIII qui restent autonomes chez les Colobognathes (voir tableau p. 79). Certains appendices de ces diplosegments fusionnés peuvent être reconnus sous forme de vestiges qui, chez *Callipus*, sont de grande surface. Les appendices copulateurs des Colobognathes correspondent donc à ceux des autres Chilognathes.

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS DE LA TROISIÈME PARTIE

Les gonopodes sont des appendices ambulatoires modifiés. On y reconnaît toujours des poches trachéennes, des hanches et des télopodites qui sont souvent rudimentaires ou modifiés en un flagelle plus ou moins complexe. Dans les organes les plus évolués, le télopodite est creusé d'une rainure séminale à la base de laquelle se situe l'orifice de la glande prostatique. Les appendices les moins évolués conservent une morphologie voisine de celle de la patte ambulatoire.

La musculature permet d'interpréter des complexes, comme le « télopodite » des Spirostreptides et des *Callipus*. Chez les premiers, cette portion est coxotélopodiale par suite de la soudure d'un fragment coxal avec le télopodite. Le fragment coxal semble provenir de la région comprenant un sac coxal. Ce sac a été annexé au fragment de la hanche lors de la spécialisation de l'appendice, et l'on peut reconnaître un pont chitineux qui raccorde l'appareil à la hanche. Le sac coxal contient des muscles spéciaux qui agissent sur le complexe coxo-télopodial, dont le fonctionnement joue un rôle dans l'éjaculation du sperme. La glande prostatique débouche dans la hanche, mais ses produits de sécrétion sont refoulés dans la rainure séminale par un stylet prostatique qui s'engage dans cette rainure comme le piston d'une seringue.

Chez *Callipus*, la morphologie du télocoxite est identique à celle des Spirostreptides, mais le fragment coxal annexé par le télopodite contient l'orifice de la glande prostatique.

Les Polydesmides ont une morphologie très différente; leur « télopodite » possède une musculature qui rappelle celle de la patte primitive. Les rétracteur et extenseur franchissent le territoire coxal (subcoxa-coxa) et s'attachent à la base du télopodite (trochanter) (1).

Les organes copulateurs montrent des degrés de spécialisation divers, depuis la patte ambulatoire presque normale, divisée en articles (*Polyzonium*), jusqu'au membre très spécialisé et modifié à l'extrême (Spirostreptides, *Callipus*, Spirobolides) en passant par des stades intermédiaires (Chordeumides, Craspédosomides). Un muscle transversal spécial aux gonopodes, dérivé, très probablement, du faisceau trachéo-coxal interne, n'existe que dans les appendices copulateurs très évolués; il manque aux autres appendices (ambulatoires, gonopodes peu évolués).

Il est démontré que les différents flagelles présentés par les Iulides, Cambalides, etc., sont homologues au crochet coxal des Polydesmides, qui peut, lui-même, être assimilé à une poche coxale modifiée. Le crochet coxal n'a aucun rapport avec le stylet prostatique des Spirostreptides.

L'étude des modifications subies par la 9e paire de pattes des Spirostreptoidea, au cours du développement post-embryonnaire, peut servir à la compréhension du processus de transformation de la patte copulatrice. La paire de pattes ambulatoires normale régresse, au cours du développement, pour n'être représentée, chez l'adulte, que par des rudiments presque invisibles. Elle acquiert, chez l'adulte, un muscle transversal caractéristique d'organe copulateur, qui n'existe pas aux stades précédents et conserve, chez certaines espèces, des fibres obliques, vestiges de muscles d'appendices ambulatoires. L'état de développement de la musculature permet, dans une certaine mesure, de déterminer le stade de transformation de l'appendice de l'espèce ou du groupe d'espèces. L'image présentée par la 9e paire de pattes chez l'adulte ne peut être interprétée comme un appendice en régression mais au contraire comme un membre nouveau dont la destinée est gonopodiale (présence du muscle transversal gonopodial).

Les appendices copulateurs du VIIe diplosegment gardent leur autonomie et évoluent pour leur propre compte, de sorte que la 9e paire, dans tout le groupe

(1) Une image identique se retrouve dans les deux premières paires d'appendices des Spirostreptides, chez lesquelles se superposent les muscles classiques de chaque article (subcoxa - coxa) et les muscles interarticulaires, seuls visibles chez la majorité des Diplopodes, rattachés au télopodite.

Source : MNHN, Paris

des Diplopodes Chilognathes, offre une série assez complète d'étapes de sa transformation, depuis l'appendice ambulatoire normal (Polydesmides) jusqu'aux gonopodes les plus complexes (*Pachybolus*), alors que la 8e paire montre, soit des organes déjà en partie modifiés (*Polyzonium*, Iulides, Cambalides, Craspedosomides), en lieu et place d'une patte ambulatoire, soit des organes très modifiés (Spirostreptides). Alors que la 9e paire apporte le témoignage d'une série assez complète avec des stades intermédiaires, la 8e montre une série interrompue par une lacune importante entre la paire à peine modifiée et le gonopode très spécialisé. En outre, les deux paires, considérées ensembles, constituent des séries qui se complètent. La 9e paire d'appendices copulateurs présente des modifications quasi continues de la patte ambulatoire aux rudiments gonopodiaux, puis des rudiments jusqu'aux gonopodes, tandis que la 8e fournit une première série à partir de pattes déjà modifiées et en offre différents aspects (Cambalides, Iulides jusqu'à Chordeumides, Craspedosomides), et une seconde série comprenant des gonopodes très spécialisés avec rainure séminale au télopodite (Polydesmides, Spirostreptides, *Callipus*).

La 9e paire de pattes semble « en retard » sur la première.

Dans le même diplosegment, les deux paires d'appendices sont rarement au même stade de différenciation en même temps et l'on peut dire qu'en établissant une série de développement à l'aide de la 9e paire de pattes, par exemple, le sens en est complètement inversé si l'on envisage la 8e paire. A un appendice hautement spécialisé, correspond toujours un second appendice peu individualisé. C'est tantôt le 8e, tantôt le 9e.

La présence de la *P. 9*, sous forme de rudiments gonopodiaux, chez les Spirostreptoidea et certains Cambaloidea, peut être l'indication qu'un phénomène inhibiteur a arrêté le développement des futurs gonopodes à un stade d'ébauches. Un ralentissement de ce développement s'opère pendant la période post-embryonnaire (régression de la *P. 9* ambulatoire, en même temps que la croissance des gonopodes) (*P. 8*). On peut envisager que des actions différentes régissent, séparément, les deux phénomènes, à moins qu'un seul et même facteur agisse, sélectivement, ou à des degrés différents, sur les deux paires d'appendices.

La même hypothèse peut être étendue à l'ensemble des Diplopodes Chilognathes dont les gonopodes ont des degrés de spécialisation très divers, témoignages de leur induction à un stade de différenciation propre à chaque groupe et à chaque appendice.

Les causes d'un tel phénomène peuvent être recherchées dans l'action hormonale d'une glande encore inconnue, d'un type androgène, comme en témoigne l'étude de la périodomorphose. Les ♂ adultes perdent, en effet, leurs caractères sexuels secondaires pendant que les gonopodes reprennent l'état d'ébauches de stades larvaires de plus en plus jeunes, en devenant « intercalaires » à l'occasion d'une ou plusieurs mues (il existe parfois deux ou trois stades intercalaires successifs).

Jusqu'à présent on n'a jamais cherché à utiliser les gonopodes pour l'étude de la segmentation du tronc. Il a bien été constaté que huit paires de pattes ambulatoires sont présentes, entre les gonopodes et la capsule céphalique, chez les Colobognathes, contre sept paires seulement chez les autres Chilognathes. Deux hypothèses ont été émises pour expliquer cette différence :

1° la paire de pattes supplémentaire des Colobognathes est rattachée au IVe diplosegment, qui porte alors deux paires d'appendices au lieu d'une seule, les gonopodes (*P. 9*, *P. 10*) restant dans le VIIe anneau;

2° la paire de pattes supplémentaire est la 8e appartenant au VIIe anneau, tandis que les gonopodes sont les appendices postérieurs du VIIe anneau (*P. 9*) et antérieur au VIIIe (*P. 10*).

L'étude de la musculature montre que chez les Colobognathes, les gonopodes ont une situation différente de celle de tous les autres Chilognathes. Toutefois, l'examen de la musculature du VIIe diplosegment de *Callipus* suggère la possibilité d'une fusion de deux diplosegments dans ce genre. Le VIIe anneau de *Callipus* peut représenter, en réalité, les VIIe et VIIIe diplosegments fusionnés des Colobognathes. Les quatre paires d'appendices des deux diplosegments subsisteraient donc encore

Source : MNHN, Paris

chez *Callipus*. Toutefois, il est possible que la sclérification antérieure, sur laquelle aucun muscle caractéristique ne s'attache, ne soit pas un vestige de la 8e paire de pattes car on peut envisager que cette dernière est totalement absente.

Les autres Chilognathes ne semblent pas être complètement dépourvus des vestiges appendiculaires prégonopodiaux de *Callipus*. Certaines attaches musculaires et sclérifications du sac gonopodial pourraient représenter des traces d'anciennes poches trachéennes. Ce fait permettrait de ne plus distinguer de façon particulière, les Colobognathes des autres Chilognathes.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

QUATRIÈME PARTIE

LA SEGMENTATION DU TRONC CHEZ LES CHILOPODES

INTRODUCTION

La classe des Chilopodes est divisée en quatre grands groupes : Geophilomorpha, Scolopendromorpha, Lithobiomorpha, Scutigeromorpha, dont les caractéristiques systématiques ne nous intéressent pas ici. Rappelons seulement que les Géophilomorphes possèdent un grand nombre de segments pédifères (80 par exemple), variable suivant les espèces et même suivant les individus d'une même espèce. Les Scolopendromorphes sont munis de 21 à 23 paires de pattes, tandis que les Lithobiomorphes et les Scutigéromorphes n'en ont que 15 paires, ces derniers munis de 14 plaques tergales seulement.

La segmentation du corps est très régulière ventralement, mais il n'en est pas toujours de même dorsalement. Alors que les Géophilomorphes montrent des tergites de surface identique, chez les Lithobiomorphes et les Scutigéromorphes des grands tergites alternent avec des tergites courts. Chez les Scolopendromorphes, il existe également des différences entre les tergites, mais elles sont moins frappantes. C'est chez les Lithobiomorphes que le phénomène est le plus remarquable (fig. 186), les grands tergites et les petits étant nettement distincts, tandis que chez les Scutigéromorphes, chaque petit tergite est entièrement dissimulé sous le bord postérieur du grand tergite précédent. L'alternance des tergites des Chilopodes n'est pourtant pas régulière sur toute la longueur du corps : chez les Lithobiomorphes on constate la présence de deux grands tergites successifs, les 7e et 8e (1); il en est de même, mais plus discrètement, chez les Scolopendromorphes.

Un autre caractère variable est la répartition des stigmates ou des stomas (Scutigères) le long du corps. Chez les Géophilomorphes il y a une paire de stigmates pour chaque segment pédifère tandis que dans les autres groupes, il existe une seule paire pour deux segments successifs. Elle est située dans le segment couvert par un grand tergite. Le répartition de ces stigmates n'est d'ailleurs pas régulière; on observe des interruptions, des modifications du rythme suivant les groupes envisagés.

Voici, à titre d'exemples, quelques formules connues; les chiffres indiquent l'ordre du segment pédifère, tergite forcipulaire exclu.

Géophilomorphes.

Une paire de stigmates par segment pédifère à partir du deuxième segment.

Scolopendromorphes.

3, 5, (7), 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, (22). Les chiffres entre parenthèses indiquent qu'une paire de stigmates est présente chez quelques groupes, aux segments correspondants : *Scolopocryptops*, *Ethmostigmus*, *Alloporus*, *Rhysida*, etc. *Scolopendropsis* possédant 23 paires de pattes, la dernière paire de stigmates se place au 22e segment pédifère. Chez *Plutonium*, genre rare, on rencontre, comme chez

(1) Il n'est question ici que des tergites couvrant les segments pédifères. Le tergite du segment forcipulaire, dont les appendices sont transformés en crochets vénimeux, n'est pas compté.

Source : MNHN, Paris

les Géophilomorphes, une paire de stigmates à tous les segments, à partir du deuxième.

Lithobiomorphes.

(1), 3, 5, 8, 10, 12, 14. Chez *Lamyctes* (Henicopinae) il existe une paire de stigmates sur le premier segment pédifère.

Scutigéromorphes.

Les stomas, impairs, sont placés, non latéralement, mais sur tous les grands tergites, c'est-à-dire de deux en deux segments.

C'est dans le but d'interpréter ces anomalies tergales et stigmatiques et tenter de faire un rapprochement entre la zone perturbée des 7e et 8e segments des Chilopodes et la limite thoracique des Diplopodes que nous avons entrepris l'étude de la musculature des Chilopodes.

Lorsque nous avons commencé ces recherches, les travaux traitant de l'anatomie des Chilopodes étaient rares. K. W. Verhoeff avait eu l'occasion, au cours de ses études, de montrer quelques aspects de la musculature de divers Chilopodes et depuis 1926, E. Bekker s'était intéressé aux Géophilomorphes et aux Scolopendromorphes. Les Lithobiomorphes avaient été également en partie étudiés. Plus récemment, deux auteurs G. Rilling (1960) et H. Füller (1963) se sont occupés plus particulièrement de *Lithobius*, de quelques Géophilomorphes et d'une espèce de Scutigéromorphe. A. G. Applegarth (1952), a étudié, plus spécialement, la région céphalique d'un Lithobiomorphe, *Pseudolithobius megaloporus*.

Néanmoins, malgré ces documents, nous ne connaissons qu'une tentative d'explication des anomalies mentionnées, celle de Ph. Ravoux (1959, 1962) réalisée à l'aide des figures et des textes publiés antérieurement. Mais certains des travaux cités sont d'exploitation difficile, par suite de la complexité de la musculature, et parce que les points d'insertion sont souvent imprécis et les limites segmentaires apparentes mal définies. Nous avons donc préféré reprendre l'étude complète de la musculature chez les groupes présentant des anomalies intéressantes, c'est-à-dire les Scolopendromorphes, Lithobiomorphes et Scutigéromorphes. Nous venions de terminer nos recherches et de publier nos résultats dans une note préliminaire lorsque H. Füller fit paraître, en 1963, son intéressant travail anatomique sur les Géophilomorphes, Scolopendromorphes et Scutigéromorphes. Nos résultats confirment, dans l'ensemble, ceux de Füller, mais certains muscles, comme les longitudinaux dorsaux obliques, ont échappé à l'auteur. Ces muscles jouant un rôle très important dans l'interprétation de la segmentation des Chilopodes, nos conclusions sont donc différentes de celles de H. Füller.

Il est maintenant sans intérêt de donner *in extenso* les résultats de nos observations sur la musculature des Chilopodes. Nous reprendrons, toutefois, entièrement le système musculaire longitudinal dorsal, car les figures publiées jusqu'ici sont, pour la plupart, inutilisables pour le but que nous nous sommes proposés; d'autre part, les homologations admises ne sont pas en rapport avec les problèmes morphologiques à résoudre.

Pour bien interpréter les faits, il faut traduire ceux-ci en figures claires; nous avons donc préféré substituer à une représentation exacte des muscles en place, des schémas où les différents faisceaux sont indiqués par des trames spéciales et avec des points d'insertion ne donnant lieu à aucune équivoque.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

MUSCULATURE LONGITUDINALE DORSALE

Si la musculature longitudinale dorsale est maintenant connue pour l'ensemble des segments du tronc, elle n'a fait l'objet d'aucune étude particulière pour la région comprise entre les 7e et 9e segments, mises à part des indications incomplètes données par E. BEKKER et G. RILLING.

En premier lieu, on distinguera deux couches musculaires : une profonde et une superficielle. Chacune de ces couches sera représentée séparément et les divers types de Chilopodes seront confrontés dans une même planche, les muscles homologues étant indiqués par des traînes identiques.

La musculature longitudinale dorsale des Chilopodes Scolopendromorphes et Lithobiomorphes est très régulière le long du corps, sauf au niveau des 7e et 8e segments, où l'on constate un changement qui se traduit par une sorte de raccourcissement de certains muscles qui, de plurisegmentaires, deviennent segmentaires et, par la présence ou l'absence, apparemment aberrante, d'autres faisceaux musculaires. C'est ce qui a fait dire, à quelques auteurs, que la musculature longitudinale dorsale ne pouvait servir à l'interprétation morphologique de la région dorsale par suite de son hétéronomie (1).

A. — SCOLOPENDROMORPHES

Couche profonde (fig. 183).

Les muscles sont disposés en deux nappes. La première nappe, la plus superficielle, est constituée par deux faisceaux (*l.in*^{1}) superposés traversant un segment sans s'y arrêter. Ce segment est toujours couvert par un petit tergite (microtergal). Les extrémités antérieures des deux faisceaux divergent. Le muscle externe réunit deux apodèmes tendineux, situés dans la portion antérieure des grands tergites, tandis que le muscle interne, tout en débutant sur un même apodème tendineux, suit le trajet du premier mais aboutit à la partie médiane de la plaque tergale, et non à l'apodème. Sous ces muscles se trouve une seconde nappe (*l.s.p*) en bandes musculaires métamériques, reliant deux apodèmes tendineux. L'un de ces apodèmes, celui qui appartient au segment sans stigmates, est dissimulé sous les faisceaux intersegmentaires qui ne s'y attachent pas. De deux en deux tergites se trouvent des faisceaux musculaires en éventail (*l.s.e*), *partant toujours de l'apodème tendineux d'un tergite correspondant à un segment sans stigmates, et aboutissant au tergite du segment stigmatifère.*

Dans la région comprenant les 7e, 8e et 9e tergites on constate *une rupture dans la répétition des faisceaux musculaires* : les deux premiers faisceaux de la couche profonde (*l.in*^{1}) réunissent les tergites 7 et 8 entre eux. Ils ne traversent pas de segment comme dans les autres cas, ils ne sont pas intersegmentaires. De plus, le muscle en éventail (*l.s.e*) est présent entre les 7e et 8e tergites alors que le 7e ne couvre pas de segment stigmatifère.

Les apodèmes tendineux de la seconde nappe (muscles métamériques) montrent, en outre, des directions inverses suivant que l'on considère les tergites couvrant des segments stigmatifères ou ceux des segments sans stigmates. Chez les premiers, ils sont orientés obliquement vers l'avant, de l'extérieur vers l'intérieur, tandis que chez les seconds (2) leur direction est inverse.

---

(1) Ph. RAVOUX reconnaît la valeur de la musculature dorsale chez les Symphyles mais estime qu'elle est insuffisante, à elle seule, pour l'établissement des limites tergales chez les formes évoluées.

(2) Ce sont les apodèmes intermédiaires de la couche métamérique profonde.

Source : MNHN, Paris

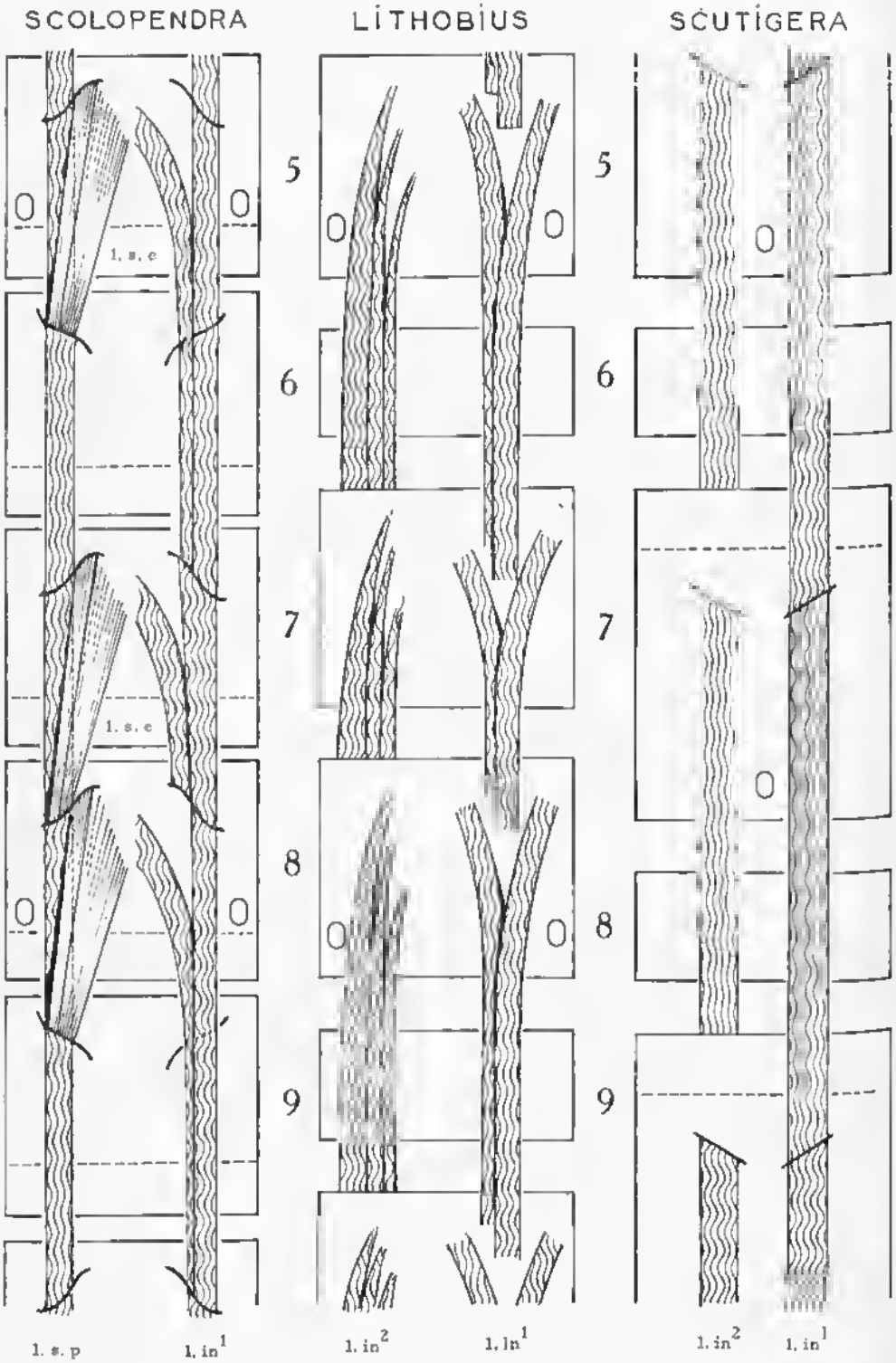


FIG. 183. — Musculatures longitudinales dorsales profondes, schématiques comparées de *Scolopendra*, *Lithobius* et *Scutigera* dans la région des 5e à 9e tergites. Les faisceaux homologues ont la même trame; les stigmates et les stomas sont représentés par un ovale. La section tergale postérieure repliée est supposée étalée; elle est délimitée par un pointillé. Le sillon antérieur de chaque sclérite est figuré par un tireté. Abréviations, page 185.

Source : MNHN, Paris

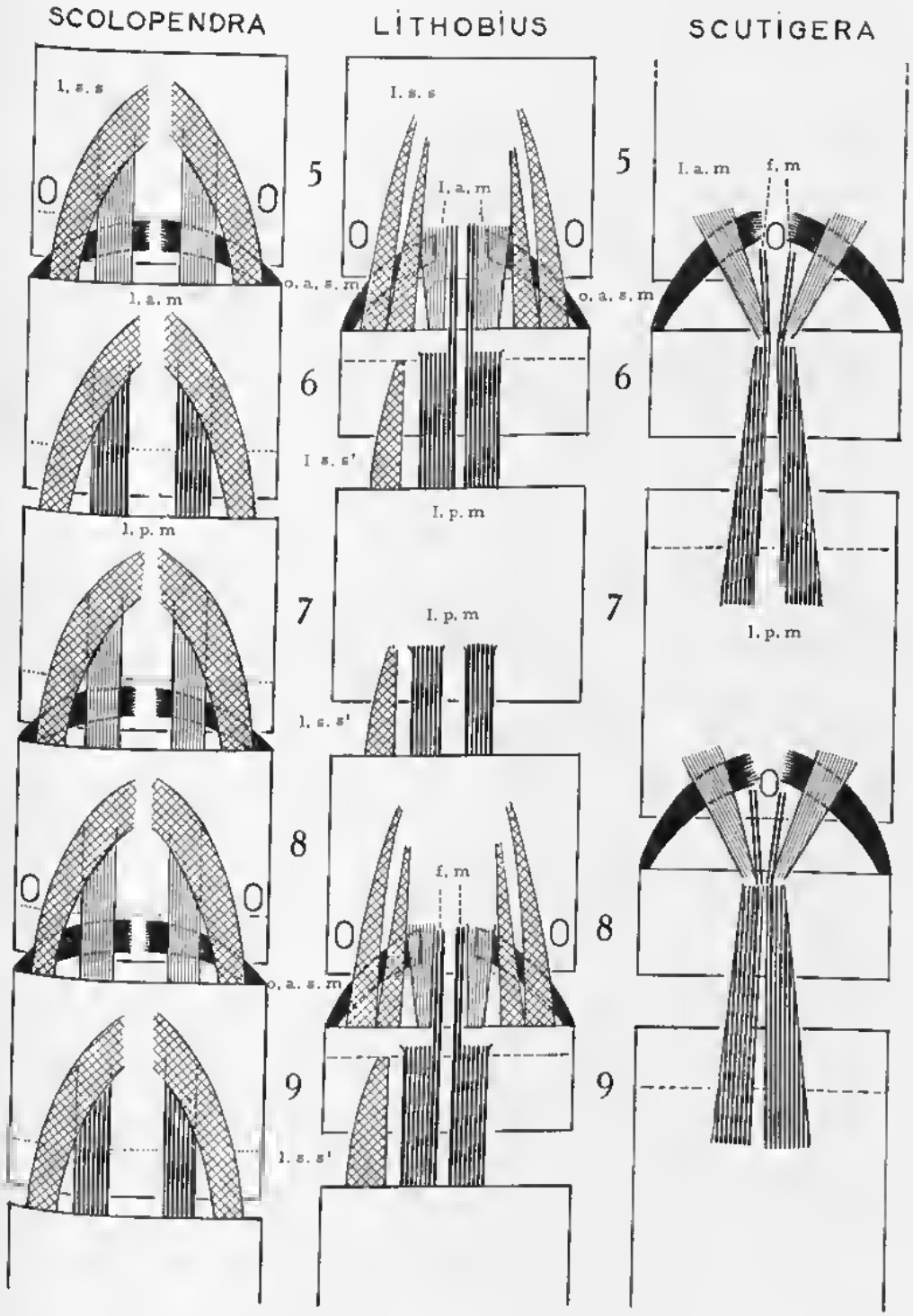


FIG. 184. — Musculatures longitudinales dorsales superficielles schématiques comparées de *Scolopendra*, *Lithobius* et *Scutigera*.
Mêmes indications que pour la planche précédente.

Source : MNHN, Paris

Or, dans la région « anormale », on rencontre des apodèmes du premier type sur les tergites 7 et 8.

b) Couche superficielle (fig. 184).

La couche superficielle est constituée par des muscles moins puissants et moins longs. *Ils sont tous métamériques.* On peut reconnaître deux muscles parallèles submédians, qui se retrouvent très régulièrement en avant (*l.a.m*) et en arrière (*l.p.m*) des tergites des segments sans stigmates. Ils sont doublés de nappes obliques (*l.s.s*) partant du bord latéro-antérieur de chaque tergite et s'étalant vers le milieu du tergite précédent.

Aux muscles en éventail (l.s.e) de la couche profonde correspond une paire de faisceaux latéraux obliques (*o.a.s.m*) issue des angles des tergites couvrant les segments sans stigmates et aboutissant au tergite précédent (segment stigmatifère). Les points d'insertion se situent dans une zone tergale postérieure, formant un repli interne délimité par un pointillé sur les schémas, où elle est supposée étalée.

Au niveau de la zone perturbée, on constate la présence de faisceaux latéraux obliques (*o.a.s.m*) détachés de l'avant de chaque tergite 8 et 9, et correspondant aux faisceaux en éventail de la couche profonde.

B. — LITHOBIOMORPHES

a) Couche profonde (fig. 183).

Contrairement à *Scolopendra*, la couche profonde ne présente pas de muscles métamériques. On retrouve les deux faisceaux intersegmentaires (*l.in*^{1}) mais ici il n'existe aucune apophyse tendineuse et les muscles s'enchevêtrent. A la place des muscles segmentaires (*l.s.p*) de la Scolopendre, on constate l'existence de faisceaux intersegmentaires (*l.in*^{2}) constitués par plusieurs éléments de longueur croissante. Ces muscles partent du bord antérieur des grands tergites couvrant les segments stigmatifères, et aboutissent au milieu du grand tergite précédent, en traversant le segment sans stigmates couvert par un petit tergite. Avec des points d'attache légèrement différents, ce sont des intersegmentaires comme les précédents.

Comme chez *Scolopendra*, on remarque une « anomalie » dans la répétition des combinaisons musculaires au niveau des tergites 7 et 8. Chez les Lithobiomorphes ces tergites sont de grande surface, sans intercalation d'un petit; l'un d'entre eux (7^e) ne couvre pas de segment stigmatifère. A ce niveau, les muscles deviennent apparemment métamériques.

b) Couche superficielle (fig. 184).

La couche superficielle, un petit tergite quelconque étant pris comme référence, peut être divisée en faisceaux antérieurs médians (*l.a.m*), partant du bord de chaque petit tergite et aboutissant au grand tergite précédent, et en faisceaux postérieurs (*l.p.m*) constitués essentiellement par deux bandes subparallèles débutant dans la portion antérieure du petit tergite et aboutissant au bord antérieur du grand tergite situé en arrière. Deux fibres très ténues (*f.m*) doublant les faisceaux postérieurs traversent, sans s'y arrêter, le segment couvert par un petit tergite et s'insèrent au même niveau que les faisceaux antérieurs. Ces fibres semblent, parfois, être issues du point d'attache des faisceaux postérieurs sur le petit tergite.

A chaque bord antérieur des petits et des grands tergites s'attachent, en outre, deux muscles latéraux (*l.s.s* et *l.s.s'*) constitués par deux larges faisceaux remontant presque jusqu'au bord antérieur du tergite précédent (1).

Des angles latéraux du bord antérieur des petits tergites, partent deux muscles latéro-obliques (*o.a.s.m*) aboutissant à une zone postérieure du grand tergite précédent.

(1) Ceux des petits tergites (*l.s.s.*) sont très longs, ceux des grands tergites (*l.s s.'*) plus courts.

Source : MNHN, Paris

Comme chez *Scolopendra*, les couches musculaires superficielles sont perturbées entre les 7e et 8e tergites. On ne retrouve pas, notamment, les muscles latéro-obliques (*o.a.s.m*). Deux bandes musculaires subparallèles sont présentes (*l.p.m*) ainsi que les deux muscles latéraux (*l.s.s'*).

C. — SCUTIGÉROMORPHES

La musculature dorsale des Scutigéromorphes est de beaucoup la plus simple et se répète *sans interruption ni changement d'aucune sorte.*

a) Couche profonde (fig. 183).

La couche profonde est constituée essentiellement par des bandes musculaires (*l.in*^{1}) traversant, sans s'y arrêter, les segments couverts par un petit tergite et reliées entre elles par un apodème tendineux situé au niveau du tiers antérieur des grands tergites, en arrière d'une ligne délimitant ce que l'on a appelé prétergite. Sous ces muscles se place un second faisceau (*l.in*^{2}) partant, cette fois, du bord antérieur d'un grand tergite et s'insérant sur le grand tergite précédent, au niveau de l'apophyse tendineuse.

b) Couche superficielle (fig. 184).

Les muscles de la couche superficielle prennent naissance près du bord antérieur des petits tergites. Comme chez *Lithobius*, on peut reconnaître deux faisceaux postérieurs parallèles (*l.p.m*) aboutissant dans le tiers antérieur du grand tergite suivant, et deux paires de muscles antérieurs : deux latéraux obliques (*o.a.s.m*), deux médians divergents (*l.a.m*). Une paire de fibres médianes semblable à celle de *Lithobius* (*f.m*) est souvent présente.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

INTERPRÉTATION DES FAITS

Qu'il nous soit permis d'ouvrir une parenthèse avant de discuter des faits.

Les résultats de nos recherches sur les particularités morphologiques de certains Chilopodes et nos conclusions les plus importantes ont été publiés dans une note de l'Académie des Sciences, en 1963, sous forme d'un résumé comprenant une courte description de la musculature en insistant, pour la démonstration, sur la présence de muscles inconnus caractérisant les plaques tergales des segments microtergaux (*o.a.s.m*, *l.s.e*). Nous avons voulu, en outre, étayer l'hypothèse avancée par des données originales morphologiques et post-embryologiques.

Nous espérions faire ainsi connaître, non seulement la ligne générale de nos recherches morphologiques, mais aussi les progrès de ces dernières. Il nous avait semblé qu'un anatomiste, spécialiste de la morphologie des Myriapodes, averti de nos intentions, aurait trouvé facilement, par dissection, les muscles typiques décrits succinctement, mais clairement, et parfaitement définis. Il s'agit des faisceaux *l.s.e* et *o.a.s.m*. Or il n'en est rien puisque, dans un travail paru au moment de mettre sous presse, S. M. MANTON affecte d'ignorer ces données et les importants problèmes morphologiques soulevés dans la note préliminaire, celle-ci lui paraissant ni explicite ni démonstrative. L'auteur repousse l'hypothèse, sans la discuter, ignorant les documents, en particulier les preuves morphologiques et post-embryologiques, renvoyant purement et simplement le lecteur à ses longues descriptions anatomiques.

Les documents ne faisant, en somme, que confirmer les nôtres et ceux de nos prédécesseurs, ne présentent nulle part, comme on pourrait s'y attendre, de discussion de notre interprétation, ni d'hypothèse contradictoire, sinon une tentative d'explication par le jeu du nombre des insertions musculaires, du rôle fonctionnel des muscles et du changement pur et simple des séquences de l'ordonnance des tergites court-long en long-court.

Il semble que MANTON soulève à nouveau le problème et l'élude aussitôt, ignorant son aspect morphologique primordial. Il est insuffisant d'expliquer l' « anomalie » par la fonction surtout lorsqu'on écrit page 301, au sujet de l'un des muscles caractéristiques (*l.s.e* = *dom*) (1) que « the alteration appear to have little functional importance » et de concevoir que cette « anomalie » et les particularités de la musculature des segments 7 et 8 sont « clearly due to the presence of two consecutive L-tergite » ce qui ressort clairement de notre texte de 1963. On revient ainsi à l'origine de la question qui reste posée sans avoir reçu de réponse.

Il est hors de propos de faire ici l'analyse critique de la publication de notre collègue, d'autant plus que les divergences de vue s'affirment au cours des discussions qui vont suivre.

De ce qui précède, il est possible de tirer une première conclusion : il existe, au niveau du 7e segment, et en arrière de celui-ci, entre les 7e et 8e, une *zone anormale ou perturbée*. La perturbation se traduit par une irrégularité dans la musculature, par la disparition ou la persistance d'une paire de stigmates au 7e segment, et par la succession de deux grands tergites, comme si un métamère, correspondant à un microtergal, avait disparu totalement ou en partie avec ses appendices (2).

Certaines de ces anomalies, stigmales et dimensions inégales des tergites, ont attiré l'attention de quelques auteurs.

---

(1) Ce qui indiquerait qu'au moins celui-là a été reconnu bien que chez *Lithobius* le muscle *dom* de l'auteur ne corresponde pas à notre homologation. MANTON ne semble pas concevoir d'homologations morphologiques car le muscle en éventail *l.s.s* = *dom* de *Scolopendra* n'existe pas chez *Lithobius*.

(2) Chez les Chilopodes il y a un nombre égal de tergites et de paires de pattes, exception faite des Scutigéromorphes possédant 14 tergites pour 15 paires de pattes.

Source : MNHN, Paris

H. W. Brölemann, dans ses « Eléments d'une Faune des Chilopodes de France » (1930) soutient l'hypothèse que les sept grands tergites pédifères de Scutigère « peuvent être homologués aux huit grands tergites de *Lithobius* en admettant que le 4e tergite de *Scutigera* (7e) est équivalent des tergites 7 et 8 de *Lithobius;* les petits tergites de ce dernier étant représentés par les assises intertergitales de *Scutigera* ».

Pour G. Rilling (1960), le 7e tergite des Scutigéromorphes, qui est un peu plus long que les autres grands tergites, est également le résultat de la fusion des 7e et 8e tergites en une très longue plaque.

En réalité, s'il est vrai que le 7e tergite est plus long que les autres, rien dans la musculature longitudinale dorsale n'indique qu'il y ait fusion avec le 8e, mais la musculature appendiculaire démontre que ceci n'est qu'apparent, car le grand tergite 7 est le résultat de la fusion d'au moins deux plaques tergales (1).

Nous admettons, avec H. W. Brölemann, que les petits tergites de *Lithobius* correspondent aux « assises intertergitales » de *Scutigera* et pensons même que ces assises sont de véritables tergites.

En second lieu il existe, entre les Scutigéromorphes et les Lithobiomorphes une étroite parenté musculaire qui permet d'établir les homologies.

Les muscles plurisegmentaires de la couche profonde sont homologues, de même que les muscles segmentaires de la couche superficielle des petits tergites; mais il n'existe pas chez *Scutigera* de muscle longitudinal latéral segmentaire (*l.s.s*) comme chez *Lithobius*.

Chez *Scolopendra* par contre, il est plus difficile de reconnaître des homologies, en dehors de celles des muscles intersegmentaires, qui sont semblables à ceux des autres groupes. On constate par exemple, qu'il existe, dans la couche profonde de *Scolopendra*, des muscles segmentaires (*l.s.p*) que l'on ne retrouve que chez les Oéophilomorphes. On observe même, à ce sujet, une homologie frappante en comparant les figures de E. Bekker et K. W. Venhoeff avec les nôtres.

Pour comprendre la disposition des muscles, chez la Scolopendre, il faut admettre qu'un tergite sur deux, le plus petit, est homologue à un petit tergite des Scutigéromorphes et des Lithobiomorphes. Ce tergite est naturellement celui qui couvre le segment traversé par les faisceaux intersegmentaires, de la couche profonde, sans s'y arrêter. Ce segment est, précisément, dépourvu de stigmates. Les muscles latéraux obliques (*o.a.s.m*) de la couche superficielle sont les homologues des mêmes faisceaux des Scutigéromorphes et Lithobiomorphes. Les bandes musculaires antérieures (*l.a.m*) de ces mêmes groupes sont identiques à celles des Scolopendres. On peut également considérer que les grandes nappes latérales (*l.s.s*) de la couche superficielle, partant des angles des tergites, sont les homologues des mêmes faisceaux chez les Lithobiomorphes.

L'étude de la musculature longitudinale dorsale des Chilopodes conduit à la conclusion que les tergites sont réunis deux à deux par les muscles intersegmentaires (*l.in*) de la couche profonde; *ils constituent des diplotergites*. Ces diplotergites ne sont pas quelconques, mais formés, dans tous les groupes, par un bloc comprenant un grand et un petit tergites.

Il est intéressant de constater que la Scolopendre conserve une trace de la musculature métamérique originelle (*l.s.p*) dans ses couches profondes. Elle serait plus primitive, sous ce rapport, que les Lithobiomorphes et ceux-ci paraissent moins évolués, à ce point de vue, que la Scutigère. Le développement post-embryonnaire, par épimorphose des uns et par anamorphose des autres confirme ces faits.

LA ZONE PERTURBÉE DES 7e et 8e SEGMENTS DES SCOLOPENDROMORPHES ET DES LITHOBIOMORPHES

Un point à mettre en relief est la nature spéciale de la musculature longitudinale dorsale des 7e et 8e segments. En effet, à l'exception du cas des Scuti-

(1) La musculature longitudinale dorsale, à elle seule, est insuffisante pour comprendre la métamérie plus complexe de *Scutigera*. (Voir page 154.)

Source : MNHN, Paris

géromorphes, elle semble montrer que le tergite 7 correspond à un seul métamère indépendant alors que le reste du corps présente des métamères associés par deux au moins dorsalement. Des comparaisons minutieuses prouvent qu'il en est autrement.

Chez les Scolopendromorphes, Lithobiomorphes et Scutigéromorphes on trouve des muscles qui ont une importance considérable. Il s'agit des faisceaux obliques (*o.a.s.m*) de la couche superficielle. Chez la Scolopendre, il faut y ajouter les faisceaux en éventail (*l.s.e*) de la couche profonde, qui n'existent pas ailleurs.

Chez *Lithobius* et les Scutigères, en dehors de la région considérée, les muscles obliques (*o.a.sm*) de la couche superficielle, *sont toujours présents en avant des petits tergites*, jamais sur les grands. *Ce sont des muscles caractéristiques de petits tergites*, et, chez les Scolopendres, *ils sont complétés par les muscles en éventail* (*l.s.e*) de la couche profonde. En effet, ces deux faisceaux *réunissent toujours un petit tergite au grand tergite précédent.*

Cette remarque fondamentale permet d'interpréter les anomalies observées au moins chez les Scolopendromorphes et les Lithobiomorphes, car chez les Scutigéromorphes le cas est beaucoup plus complexe (voir page 154).

1. — Cas de *SCOLOPENDRA* (fig. 185.).

Chez *Scolopendra* ces muscles sont présents en avant du tergite 8, comme si celui-ci était un petit tergite et la présence du muscle en éventail (*l.s.e*) semble le confirmer. Mais comme la plaque tergale 8, couvrant un segment stigmatifère, ne peut être assimilée qu'à un grand tergite (1), on est conduit à admettre que *le tergite 8 est un grand tergite possédant des faisceaux musculaires supplémentaires particuliers à un petit tergite.*

Le tergite 7, auquel ne correspond aucun stigmate, porte, au bord postérieur, les points d'insertion des deux faisceaux musculaires obliques (*o.a.sm*) de la couche superficielle. Il s'agit donc également d'un grand tergite, puisque ces muscles obliques (*o.a.s.m*) aboutissent toujours à un grand tergite. Les muscles en éventail confirment cette façon de voir mais ici la plaque ne couvre pas de segment stigmatifère d'où une nouvelle difficulté. On retrouverait donc, comme chez *Lithobius*, le même phénomène des deux grands tergites (macrotergaux) se succédant (3) dont l'un, le 7e, couvre un segment sans stigmates et l'autre, le 8e, un segment stigmatifère (2).

La question n'est pas aussi simple qu'elle le paraît, car si l'hypothèse de la présence de deux grands tergites successifs peut être soutenue pour *Lithobius* chez lequel les muscles obliques (*o.a.s.m*) font défaut en avant du 8e tergite, elle ne convient pas pour *Scolopendra* qui possède ces muscles caractéristiques de petits tergites. D'autre part, nous avons vu que *les stigmates sont toujours au niveau des grands tergites* et se placent de deux en deux segments. Or c'est précisément au niveau de la zone particulière du 7e tergite que le rythme est brisé puisque ce segment est dépourvu de stigmates alors que le suivant (8e) en possède.

Comment concilier ces contradictions ?

Admettons que le segment 7 (macrotergal) soit incomplet et ait perdu sa région stigmatifère; que d'autre part le segment à petit tergite, qui devrait exister entre les deux macrotergites 7 et 8, soit fusionné, en totalité ou en partie, au segment 8 (3). Nous rétablissons ainsi la régularité dans l'assemblage des muscles et la position des stigmates.

Par suite de cette fusion, on peut supposer que le point d'insertion postérieur du muscle oblique en éventail (*l.s.e*) de la couche profonde, se trouvant totalement placé sur un tergite correspondant à un segment sans stigmate (microtergal), a été

(1) Il est facilement démontrable que *tout grand tergite couvre un segment stigmatifère.*

(2) Il faut signaler que si chez *Scolopendra* les grands et les petits tergites sont apparemment difficiles à distinguer par suite du peu de différence de surface, les tergites 7 et 8 sont facilement reconnaissables par leurs dimensions subégales.

(3) Voir B dans ce même chapitre. La musculature paratergosternale montre que les deux segments sont bien des macrotergaux successifs et que le métamère microtergal inhibé est dépourvu d'appendices.

Source : MNHN, Paris

annexé par l'apodème tendineux du métamère 8, sa position étant très latérale. Les muscles obliques (*o.a.s.m*), de la couche superficielle, subsistent, puisque le petit tergite auquel ils s'attachent est fusionné au tergite 8, ainsi que les bandes musculaires longitudinales médianes antérieures (*l.a.m*). C'est précisément la structure réalisée au niveau de cette zone (1).

Dans ces conditions, les muscles intersegmentaires de la couche profonde, qui devraient traverser deux segments, paraissent être métamériques mais ils franchissent bien, sans s'y arrêter, le segment à petit tergite, qui est soudé au 8e. On ne pourrait d'ailleurs comprendre la présence, dans plusieurs groupes, de muscles longitudinaux brusquement métamériques à un niveau donné, alors que les mêmes faisceaux, dans les segments précédents et suivants, sont pluriségmentaires.

Il existe un genre de Scolopendromorphes, *Ethmostigmus* qui possède des stigmates aux deux segments successifs 7 et 8, son étude doit permettre de contrôler la valeur de l'interprétation précédente.

2. — Cas d'ETHMOSTIGMUS (fig. 185).

La musculature générale d'*Ethmostigmus* est identique à celle de *Scolopendra*, à l'exception de celle des tergites 7 et 8, par suite de l'absence des faisceaux obliques (*o.a.s.m*) de la couche superficielle.

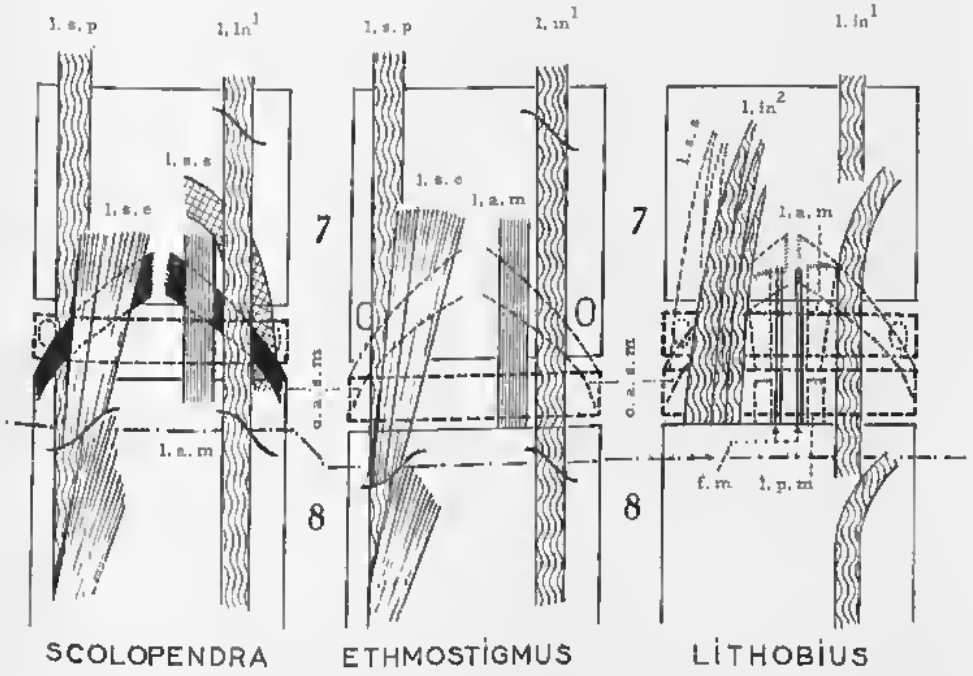


FIG. 185. — Musculatures longitudinales schématiques comparées de la zone perturbée des 7e et 8e segments. Les muscles absents sont figurés en tireiés de même que les zones segmentaires et les stigmates non apparus. Les muscles homologues ont des tranes identiques. La ligne de petits tireis représente la limite théorique entre le métamère microtergal 8 et le métamère macrotergal 9 réel.

Nous supposons que le segment macrotergal 7 est complet puisque ses stigmates sont conservés. Il manque, par contre, une portion antérieure du segment microtergal dont la partie postérieure est toujours fusionnée au segment macrotergal 8. La fusion est indiquée, comme chez *Scolopendra*, par la présence du muscle en éventail (*l.s.e*) de la couche profonde, et l'absence de la section

(1) On ne peut d'ailleurs, expliquer autrement, la répétition, sur deux segments successifs, des muscles en éventail (*l.s.e*) qui relient toujours le grand tergite d'un segment stigmatifère à un petit tergite placé en arrière.

Source : MNHN, Paris

antérieure du segment microtergal, avec ses appendices, par la disparition des muscles obliques (*o.a.s.m*).

L'interprétation est donc différente de celle qui est proposée pour *Scolopendra*, mais elle permet de formuler une hypothèse plus générale : possibilité de fusion du segment 8 avec un métamère microtergal antérieur vestigial et réduction, en avant du segment 8, d'un métamère qui peut être, soit le microtergal vestigial (*Ethmostigmus*), soit le 7e (Scolopendres en général).

⁂

Un argument supplémentaire, en faveur de cette hypothèse est apporté par l'étude des apodèmes tendineux des Scolopendres. En effet, les apodèmes correspondants aux grands tergites des segments stigmatifères sont obliques, vers l'avant et l'intérieur, tandis que ceux des petits tergites ont une orientation inverse. Chez *Scolopendra* et *Ethmostigmus* les diploterga sont limités par des apodèmes du premier type; or *les apodèmes des tergites 7 et 8 sont semblablement orientés et par conséquent caractéristiques de grands tergites.*

3. — Cas de LITHOBIUS (fig. 185).

On peut aussi interpréter les dispositions aberrantes de *Lithobius* en utilisant la même hypothèse.

Admettons que le tergite 7 soit un grand tergite appartenant à un métamère incomplet auquel manquerait la portion correspondant aux stigmates, et que le segment couvert par le petit tergite fasse défaut, nous rétablissons le rythme normal des stigmates et de la musculature. Les muscles obliques (*o.a.s.m*) ne peuvent exister puisque le petit tergite est absent. Les bandes musculaires antérieures médianes (*l.a.m*) ainsi que le muscle longitudinal latéral (*l.s.s*) de la couche superficielle ont disparu. Il subsiste seulement une trace des muscles médians postérieurs (*l.p.m*) dans leurs fibres intersegmentaires et les muscles (*l.s.s'*). Quant aux faisceaux de la couche profonde, ils demeurent, en apparence seulement, métamériques à ce niveau.

C'est exactement ce qu'on observe chez *Lithobius* qui se distinguerait ainsi des deux genres précédents par l'absence complète du segment intermédiaire à petit tergite.

Une preuve supplémentaire de l'inhibition réductrice est fournie par la forme spéciale de certains tergites des Lithobiomorphes. Ces tergites présentent un bord postérieur prolongé, latéralement, par des expansions dentiformes (fig. 186). Assez fréquemment, les petits tergites 9, 11, 13 en sont munis tandis que les tergites 6 et 7 le sont plus rarement (*Bothropolys fasciatus* Newp., *Lithobius variegatus* Leach, *L. punctatus* Mein. par exemple). Les petits tergites ne sont jamais rebordés postérieurement par un bourrelet, tandis que les grands le sont généralement; mais le grand tergite 7 ne l'est pas lorsqu'il présente des formations dentiformes. La présence de ces dents est particulièrement intéressante; elle représente, pour nous, la preuve de l'absence d'une certaine zone métamérique postérieure dont les denticulations tergales seraient des vestiges latéraux. La pointe de ces denticulations montrerait, dans une certaine mesure, la longueur réelle du tergum du segment complet. Le fait qu'un grand tergite, comme le 7e, soit affecté de la même manière que les petits tergites appuie l'hypothèse selon laquelle la portion postérieure du métamère 7, avec ses stigmates, a été inhibée. Certaines espèces auraient donc conservé, au 7e segment, des traces de l'amputation subie sous forme de denticulations, alors que les autres espèces sans denticulations tergales, ont un 7e tergite plus court et sensiblement de même forme que les autres de grande surface, ce qui supprime le témoignage de la transformation. Néanmoins, en l'absence de denticulations, le tergite 7 (fig. 186) est nettement tronqué, un peu moins long que le suivant dont le bord postérieur est arrondi et échancré. Le bourrelet marginal s'arrête, de même, nettement au bord postérieur chez le premier (7e), comme dans les tergites courts, tandis qu'il est récurrent chez le second (8e).

Source : MNHN, Paris

Les éléments métamériques, y compris les appendices, ont disparu; ils se trouvent inhibés par un mécanisme qui nous échappe, empêchant leur apparition. Un processus identique peut être envisagé pour expliquer les formules stigmatiques très diverses et irrégulières des Chilopodes, et les différences de taille, parfois considérables, des tergites.

Les Géophilomorphes épimorphes étant les plus primitifs de tous les Chilopodes, possèdent une paire de stigmates par segment et des tergites subégaux. Les Scolopendromorphes, également épimorphes, présentent des tergites à surfaces presque égales mais on remarque une alternance de segments à grands tergites et de segments à tergites un peu plus petits. Chez les Lithobiomorphes, incontestablement plus évolués, les différences de surface sont très sensibles; elles sont plus accusées encore chez les Scutigéromorphes, les plus évolués des Chilopodes.

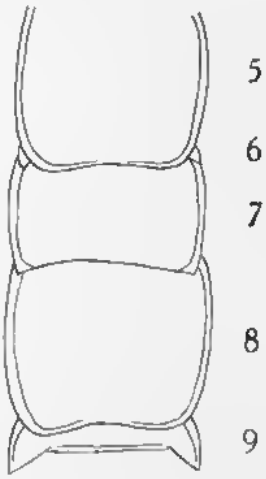


FIG. 186. — Tergites 5 à 9 de *Lithobius forficatus* (L.). Le 6e tergite est très petit et dissimulé sous le 5e.

En résumé, les anomalies observées au niveau des segments 7 et 8 peuvent s'interpréter en admettant l'existence d'un métamère supplémentaire, intercalé entre les deux segments; ce métamère, de type microtergal, serait fusionné au 8e segment chez *Scolopendra*, représenté seulement par sa région postérieure, également fusionnée, chez *Ethmostigmus* et enfin complètement invisible chez *Lithobius;* en outre le 7e segment, resté complet chez *Ethmostigmus*, aurait perdu sa région postérieure stigmatifère chez *Scolopendra* et *Lithobius. Dans tous les cas les appendices sont absents.*

On peut aussi étendre cette hypothèse aux segments dépourvus de stigmates, en admettant qu'ils dérivent de segments macrotergaux stigmatifères. Une zone postérieure du métamère aurait été inhibée, entraînant la disparition des stigmates par suite d'un arrêt de développement agissant de façon variable suivant les groupes (1). Il est possible de trouver des indications de cette inhibition dans l'étude de l'eupleurium des Chilopodes. En effet, cet eupleurium est composé de

(1) L'un de ceux-ci appartenant aux Lithobiomorphes (!) (*Crasterostigmus*, Crasterostigmomorphinae) est très particulier du fait qu'il constitue un intermédiaire entre les Géophilomorphes, les Scolopendromorphes et les Lithobiomorphes. La morphologie particulière consiste, en dehors des plèvres buccales ou du dernier segment pédifère par exemple, en une dysharmonie des zones tergales et sternales. On trouve, en effet, 15 sternites et 15 paires de pattes, mais 21 tergites. La formule stigmatique est 3, 5, 8, 10, 12, 14, en se basant sur les appendices.

Il nous a été impossible de nous procurer des exemplaires de l'unique espèce du genre, *tasmanius* et les collections du Muséum de Paris ne renferment qu'un seul individu. Il est donc impossible de faire une étude complète de l'espèce qui pourtant serait particulièrement intéressante car la différence dans le nombre des tergites et des sternites se retrouve chez les Symphyles... Les tergites sont très inégaux, tandis que les sternites ne le sont pas. Une étude comparée de la musculature appendiculaire et longitudinale dorsale de *Crasterostigmus* et des Symphyles serait riche en enseignements.

Bien que dans l'impossibilité d'étudier complètement cette musculature, la transparence des tergites du spécimen en notre possession traité par le sulfate trisodique, offre l'avantage de voir en transparence, les principaux faisceaux de la couche superficielle. (*Suite au verso.*)

Source : MNHN, Paris

nombreuses sclérifications, parmi lesquelles se trouvent un sclérite stigmatifère et un ou plusieurs sclérites poststigmatiques. Or, au niveau du segment microtergal, les sclérites poststigmatiques et stigmatiques manquent totalement ou en partie, suivant le degré d'évolution des groupes, de sorte que chez *Lithobius* et Scutigère il ne subsiste plus rien.

B. — MUSCULATURES TERGO-COXALE ET PARATERGO-STERNALE. INTERPRÉTATION DU 7e MÉTAMÈRE MACROTERGAL DE SCUTIGERA

On peut encore apporter, à l'appui de l'interprétation précédente, des arguments fournis par la musculature appendiculaire dorso-ventrale. Pour éviter les descriptions inutiles, puisque H. FÜLLER a publié, avant nous *in extenso*, les résultats de ses recherches, cette musculature sera simplement schématisée pour *Lithobius* (A), *Scolopendra* (B), et *Scutigera* (C) (1) (fig. 187).

Nous distinguerons, pour chaque appendice, quatre sortes de faisceaux musculaires :

a) faisceaux partant du bord dorsal de la hanche, toujours segmentaires (tergo-épicoxal) (2) (*te*);

b) faisceaux débutant sur le bord antérieur de la hanche et se dirigeant vers l'avant (procoxo-tergal) (*pt, pt'*);

c) faisceaux insérés comme le précédent, au bord antérieur de la hanche mais se dirigeant vers l'arrière (tergo-coxal rotateur) (*tc.r, tc.r'*);

d) faisceaux partant du bord postérieur de la hanche et se dirigeant vers l'arrière (tergo-coxal postérieur) (*tc.p, tc.p'*).

Les faisceaux des pattes appartenant à des segments macrotergaux aboutissent *tous à la plaque tergale correspondante* (segment 5 par exemple); ils sont tous segmentaires. Ceux des appendices des segments microtergaux (6 par exemple), sont à cheval sur le grand tergite précédent et le grand tergite suivant ; ils sont intersegmentaires.

Le muscle tergo-épicoxal (*te*), segmentaire, est absent chez *Scutigera* dans les segments microtergaux (fig. 187 C); en dehors de ce détail, la musculature appendiculaire est identique, dans l'ensemble, chez les trois groupes examinés, dans les segments où la musculature longitudinale dorsale est régulière.

Dans la zone perturbée des 7e et 8e segments, des modifications se remarquent précisément chez *Lithobius* et *Scolopendra*, où les anomalies de la segmentation sont particulièrement visibles. *La musculature longitudinale dorsale n'est donc pas la seule altérée* par le phénomène de réduction métamérique (3).

Les muscles métamériques, en bande (*l.s.p.*) de la Scolopendre existent et réunissent toutes les plaques dorsales entre elles. En outre, ceci est capital, les muscles obliques (*o.a.s.m.*) et antérieurs sont présents aux tergites 2, 5, 8, 12, 16, 19 et aboutissent aux plaques 1, 4, 7, 12, 15 et 18. Les premiers sont des petits tergites et les seconds des grands. Les grands tergites couvrent tous des segments stigmatifères et pédifères. Les tergites 1, 2, 4, etc., appartiennent à des blocs tergaux (diplotergaux) identiques à ceux des Scolopendromorphes, Lithobiomorphes et Scutigéromorphes. Au niveau de la zone perturbée, le groupe diplotergal de *Craterostigmus* est incomplet (10e et 11e vrai); le 11e métamère correspondant au 8e inhibé des Lithobiomorphes manque également. Les stigmates sont absents, comme chez *Lithobius* et *Scolopendra*.

Une particularité de *Craterostigmus* est l'existence d'un « tergum » entre chaque bloc hisegmentaire, auquel ne correspond aucune paire de pattes. Ce sont, notamment les 3e, 6e, 9e, 11e, 14e, 17e. Ces plaques sont-elles de véritables tergites ? Nous ne savons, mais il faut noter leur absence entre les 19e et 20e tergites.

Nous nous proposons de reprendre, ultérieurement cette étude et les comparaisons entre *Craterostigmus*, les Symphyles et les *Géophilomorphes*, chez lesquels il existe un prétergite qui pourrait être équivalent de la plaque tergale supplémentaire (segment intercalaire de K. W. VERHOEFF).

Quoiqu'il en soit, le 8e métamère, inhibé chez *Scolopendra* et *Lithobius* manque également chez *Craterostigmus* mais peut-être en reste-t-il un fragment sous forme de tergite intercalaire. Ce métamère correspond bien à un microtergal.

(1) Les documents concernant *Scutigera* sont originaux car cet auteur ne s'est pas intéressé à la région perturbée qui nous occupe.

(2) La nomenclature est empruntée à Ph. RAVOUX.

(3) Le cas de *Scutigera* sera envisagé à part car il est tout à fait original, unique parmi les Chilopodes.

Source : MNHN, Paris

Chez *Lithobius* (fig. 187A), on trouve deux muscles *tc.p* et *tc.p'* au bord postérieur de la hanche au lieu d'un seul. Les points d'insertion tergaux sont différents, le premier faisceau (*tc.p*) s'attache au tergite 7 correspondant, le second (*tc.p'*) à la portion antérieure du tergite 8. Il n'y a pas de muscle *tc.r* au bord coxal antérieur. En outre le muscle procoxo-tergal (*pt*) est double.

Chez *Scolopendra* et *Ethmostigmus* (fig. 187B) le faisceau du bord postérieur de la hanche se rend au tergite 8 au lieu de s'attacher au tergite 7 correspondant (il s'agit d'un *tc.p'*).

Pour *Lithobius*, l'anomalie observée correspond à la quasi disparition ou la non apparition d'un territoire métamérique (8e vrai). Le premier faisceau musculaire de la hanche (*tc.p*), qui aboutit au tergite 7, est le muscle normal

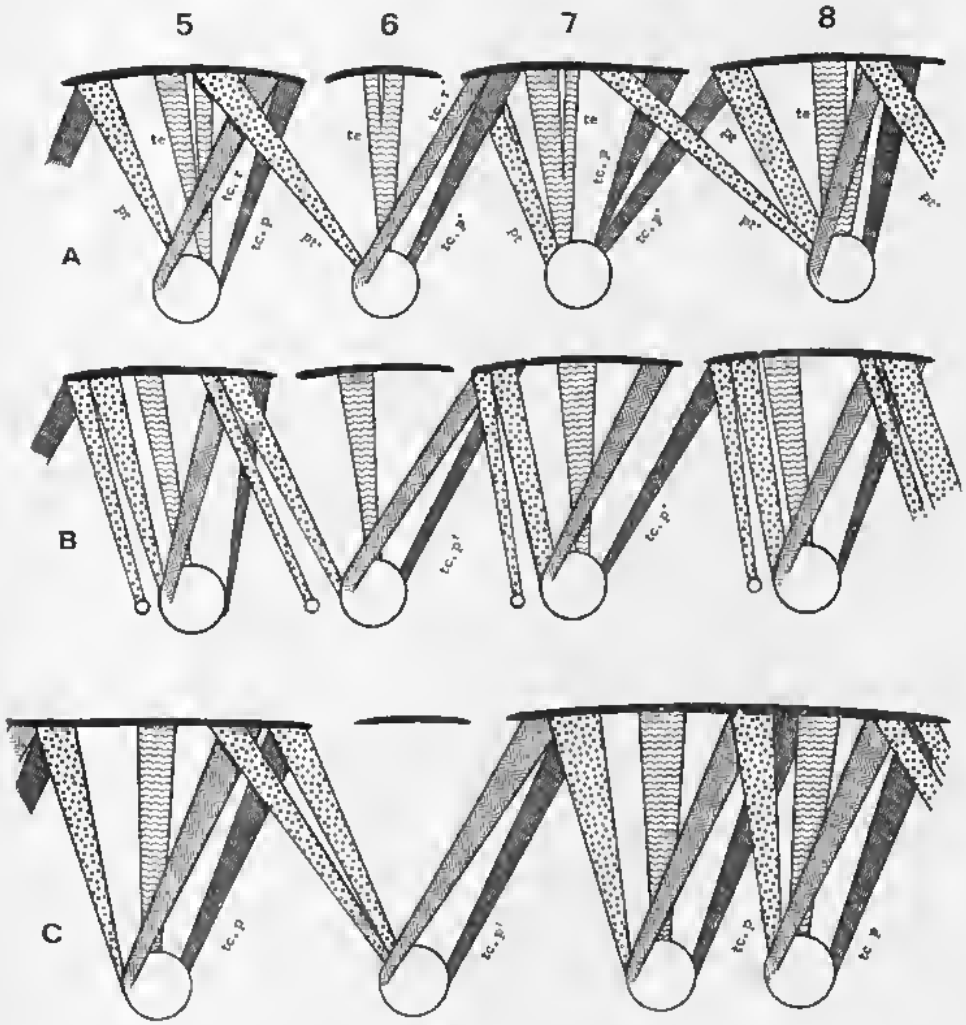


FIG. 187. — Musculatures appendiculaires schématiques comparées de *Lithobius*, *Scolopendra* et *Scutigera*. Les muscles homologues sont de même trame.

de la paire de pattes 7, de même que le faisceau antérieur de la hanche de la paire de pattes 8 (*pt*), se rendant au tergite 8, est le muscle normal de cette paire d'appendices. Les deux autres faisceaux (*tc.p'* et *pt'*) peuvent être considérés comme des *reliques de la musculature correspondant au segment microtergal absent*. En effet, les muscles tergo-coxaux des appendices de segments microtergaux sont les seuls intersegmentaires apparents. Les faisceaux (*tc.p'* et *pt'*), apparemment surnuméraires, tous deux intersegmentaires, correspondent à des muscles

Source : MNHN, Paris

intersegmentaires d'appendices de segment microtergal. Ils ne peuvent être que les vestiges d'une musculature d'appendices inhibés avec leur métamère; leur persistance s'explique par le fait qu'ils sont édifiés avec du matériel appartenant aux segments 7 et 8.

Quant à l'absence du muscle tergo-coxal rotateur (*tc.r*) de *Lithobius*, elle est normale si l'on admet que le territoire postérieur du métamère 7 a été, lui aussi, inhibé.

Chez *Scolopendra*, les modifications segmentaires de la zone des 7e et 8e métamères sont différentes de celles de *Lithobius* (fig. 187 B). C'est pourquoi seul le faisceau musculaire du bord coxal postérieur (tergo-coxal postérieur) est affecté. On peut voir, également, dans la présence du muscle *tc.p'* la persistance d'un faisceau d'appendice absent de segment microtergal, le muscle normal (*tc.p*) manquant, en outre, par suite de l'absence de la région métamérique correspondant à son point d'attache (zone des stigmates). On ne peut trouver ici de dédoublement du muscle tergo-coxal postérieur (*tc.p*), à cause de la fusion d'une partie du petit tergite (8e vrai) avec le tergite 8.

La nature macrotergale des segments 7 et 8 est, en outre, confirmée par la musculature paratergosternale encore inconnue (fig. 188), qui reste unique (*dv.s*) dans les segments macroterganx et se dédouble (*dv.s et dv.i*) au niveau des segments microterganx. Ces séries de muscles démontrent également la réalité de l'inhibition d'un métamère microtergal au niveau des segments 7 et 8.

CAS DE SCUTIGERA

Si la musculature longitudinale dorsale de *Scutigera* est parfaitement régulière d'un bout à l'autre du corps et ne montre aucune perturbation au niveau des 7e et 8e segments, il n'en est pas de même pour les muscles appendiculaires. Le 7e segment macrotergal couvre, en réalité, deux paires de pattes (7e et 8e). La musculature (fig. 187C) de chacune de ces pattes est « complète », contenue dans le macrométamère qui constitue ce « segment ». Ce ne sont que les appendices précédents et suivants (6e et 9e) qui montrent des faisceaux *pt'*, *tc.p'* et *tc.r* insérés chacun dans un segment macrotergal, physionomie typique d'appendices de segments microterganx.

La morphologie externe reflète bien, d'ailleurs, cette disposition particulière du 7e macrométamère (fig. 189) puisque les replis des deux appendices 7 et 8 et ces deux appendices eux-mêmes *se placent sous la plaque tergale*, alors que les membres des segments microtergaux 6 et 9 ont une position intermédiaire due au volume réduit de leur métamère.

Scutigera ne fait donc pas exception à la règle et la musculature appendiculaire *montre indubitablement la fusion de deux métamères correspondant aux 7e et 8e macrotergaux des Scolopendromorphes et des Lithobiomorphes.*

Cette fusion masque dorsalement la réalité du phénomène *car elle n'entraine apparemment aucune perturbation de la musculature longitudinale dorsale.*

Mais si ce macrosegment est l'homologue des segments 7 et 8 des Scolopendromorphes et des Lithobiomorphes, il est, *en réalité, constitué de trois métamères* dont le microtergal n'est pas apparu. *Le phénomène de réduction segmentaire a précédé un second phénomène de fusion métamérique tendant à effacer toute trace de la perturbation primaire,* fusion qui rétablit la régularité musculaire longitudinale dorsale en attendant, probablement, celle de la musculature appendiculaire.

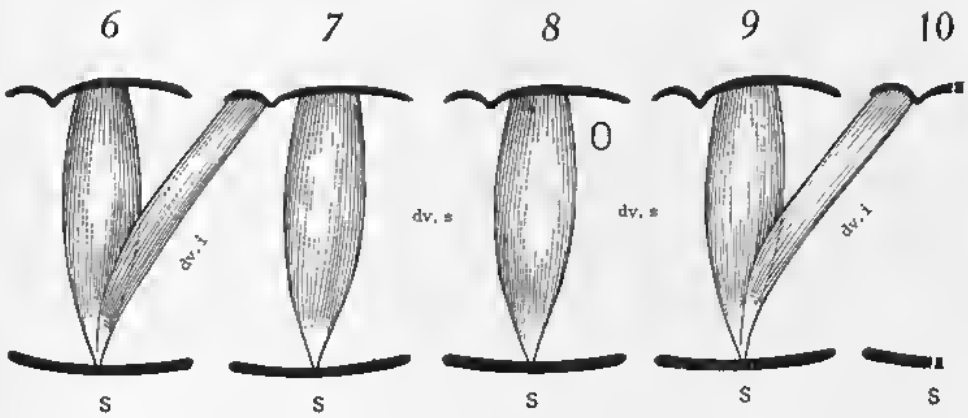
Il semble que les Scutigéromorphes, Chilopodes les plus évolués, soient un exemple du processus par lequel une réduction segmentaire peut être dissimulée à l'observation. Il n'est pas improbable que chez les autres Chilopodes toute trace visible de cette réduction ait complètement disparu, ce qui n'exclut pas qu'une Scolopendre à 21 segments pédifères peut avoir possédé un plus grand nombre d'anneaux, 23, par exemple, comme *Scolopendropsis*.

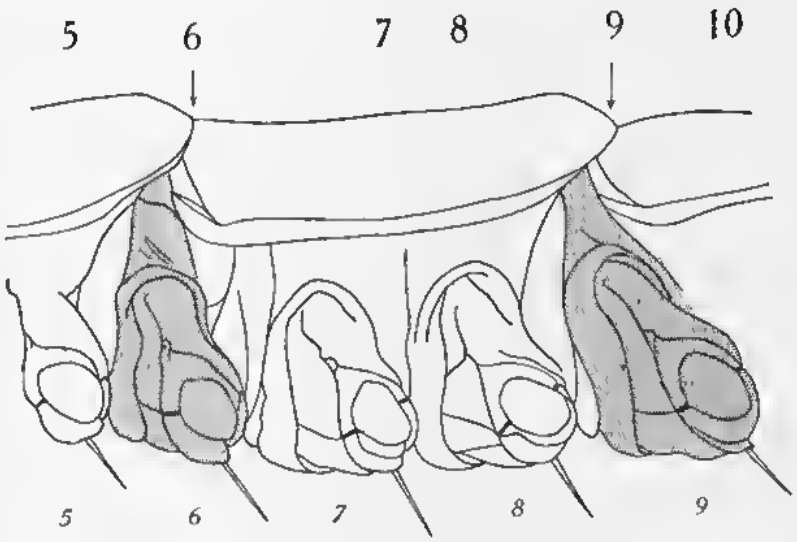
En conclusion, l'étude des musculatures appendiculaire et paratergo-sternale confirme l'hypothèse suivant laquelle le 8e segment vrai et ses appendices ne partie des 7e et 8e segments apparents n'auraient pas fait leur apparition

Source : MNHN, Paris

par suite d'un phénomène d'inhibition. Il semble que cette réduction métamérique ait été suivie, chez les groupes les plus évolués, d'une condensation segmentaire tendant à effacer toute trace du phénomène.

188





189

Fig. 188. — Muscles caractéristiques paratergo-sternaux schématiques chez *Scolopendra subspinipes dehaani* Brandt.

Fig. 189. — Segments apparents 5 à 10 de *Scutigera coleoptrata*. Les appendices des segments microtergaux sont en grisé.

C. — INNERVATION DU TÉGUMENT DES TERGITES

G. Rilling (1960, p. 101, fig. 17) a donné une représentation détaillée de l'innervation sensorielle des tergites 2 (court), 3 (long), 7 (halblong) et 13 (court). On y remarque, pour les tergites longs (3 et 7), une paire de nerfs antérieurs desservant la plus grande partie du tergum, et une paire postérieure, moins importante, innervant une bande assez étroite. Or, dans le tergum 7, l'aire desservie par cette seconde paire est plus réduite encore que dans le tergum 3,

Source : MNHN, Paris

preuve qu'il manque, en arrière, une partie du territoire métamérique 7. D'autre part, les tergites courts montrent *une seule paire de nerfs* sensoriels qui correspond à *la paire antérieure* des tergites longs encore que l'auteur les rattache à un nerf principal différent (1); ils sont donc amputés d'une grande partie de la surface métamérique normale, qu'on ne retrouve pas sur le tergite suivant, puisque la partie antérieure de celui-ci a une innervation propre.

On retrouve donc exactement, avec des faits anatomiques indépendants de la musculature, les conclusions auxquelles celle-ci avait conduit (2).

Par contre, l'innervation sensorielle de la région coxopleurale (Rilling, p. 102, fig. 18) est semblable pour les segments stigmatifères et les segments sans stigmates. La réduction n'atteindrait donc pas ce domaine, excepté en ce qui concerne les stigmates eux-mêmes. On peut expliquer cette anomalie apparente en remarquant que le système nerveux paraît moins sensible aux influences inhibitrices que d'autres territoires, même d'origine ectodermique. Un exemple en a été donné par H. Krug (1907) chez *Schizophyllum rutilans*, confirmé par M. Vachon (1947) chez *Pachybolus ligulatus*. La chaîne nerveuse présente des paires de nerfs développés correspondant à de futurs appendices, alors que la segmentation du tronc se trouve arrêtée, l'animal étant sexuellement mûr.

(1) Un examen minutieux de la figure 13, page 86, montre que des nerfs sensoriels, certainement homologues par la région tergale dans laquelle ils prennent naissance, peuvent se rattacher à des troncs nerveux différents; c'est vraisemblablement une conséquence des phénomènes de réduction métamérique.

(2) Il existe cependant une difficulté : les paires de nerfs sensoriels antérieurs de chaque tergum, sont en effet rattachés à des nerfs du segment précédent; l'innervation conduirait donc à une interprétation de la segmentation dorsale différente de celle qu'impose l'étude de la musculature tergale, déduite des points d'insertion des éléments de cette musculature, et qui s'accorde avec la disposition des appendices et des sternites. On peut, toutefois, faire remarquer que les nerfs sensoriels d'un domaine tégumentaire, peuvent être annexés par les troncs nerveux importants qui pénètrent dans ce domaine, sans pour autant se terminer dans le ganglion d'origine de ces troncs; il est évident que les données actuelles ne permettent pas de répondre à cette objection avec certitude.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE

Les remaniements constatés dans la zone des 7e et 8e segments et les phénomènes d'inhibition invoqués, s'exercent chez les Scolopendromorphes épimorphes, pendant le développement embryonnaire, puisque l'animal naît avec un nombre définitif de segments. Par contre, chez les anamorphes, comme les *Lithobius*, le développement s'effectue en deux temps (embryonnaire et postembryonnaire); les larves naissent incomplètes, à un stade correspondant à une phase précise du développement embryonnaire des épimorphes; elles permettent, par conséquent, d'étudier stade par stade l'apparition des segments. Il est donc possible de retrouver les traces des perturbations. C'est dans le but de rechercher des preuves supplémentaires des hypothèses avancées qu'a été étudié le développement postembryonnaire des Chilopodes anamorphes.

1. — *LITHOBIOMORPHES*

Le développement postembryonnaire des Lithobiidae est maintenant suffisamment connu pour permettre d'en tirer des conclusions. Les Lithobiomorphes étant des anamorphes la larve naît avec un nombre de segments et de paires de pattes inférieur à celui de l'adulte. Elle acquiert, au cours des mues successives les segments, les appendices, les stigmates, les ocelles, les articles antennaires, les pores coxaux, les épines, les soies, etc.

Malgré quelques divergences mineures, les auteurs s'accordent pour reconnaître un stade *fœtus* (1), quatre stades larvaires et un stade *agenitalis*, l'ensemble représentant la période anamorphe qui nous intéresse (fig. 191). Une seconde période, épimorphe, suit la première, au cours de laquelle les organes génitaux externes, les antennes, la chaetotaxie, etc., se complètent.

Le stade *fœtus = larva* I est représenté par un individu possédant 7 paires de pattes normalement constituées et un certain nombre de bourgeons de futures pattes. Les auteurs ne sont pas d'accord sur le nombre des bourgeons pédifères du stade *fœtus*. K. W. VERHOEFF (1905) indique une seule paire de bourgeons, ce qui confirme les observations de J. H. FABRE, R. LATZEL (1884) (chez *L. grossipes* L. K.). F. BROCHER (1930) trouve également une seule paire de bourgeons et fait remarquer que le développement de la 8e paire de pattes et l'acquisition de deux nouvelles paires de bourgeons pourraient se réaliser, en quelques heures, sans l'intervention d'une mue et sans accroissement de taille (2). R. LATZEL signale pour *Lithobius forficatus*, un *fœtus* avec deux paires de bourgeons, alors que K. W. VERHOEFF n'en trouve qu'une seule paire.

D'après le matériel en notre possession il semble que les divergences de vues des auteurs reposent sur un malentendu. La première larve (*fœtus*) possède bien une paire de bourgeons pédifères allongés, disposés latéralement et une paire de petites saillies coniques (fig. 190). Des figures publiées jusqu'à ce jour il ressort que la seconde paire de bourgeons pédifères (9e pp.) est représentée par ces courts bourgeons coniques. Or, nos préparations microscopiques montrent que ces formations sont *dorsales*, non latéro-ventrales comme les bourgeons allongés de la première paire (8e) et qu'elles ont leurs homologues dans les expansions latérales ou les replis pleuraux des métamères précédents.

---

(1) Nous sommes opposés à l'emploi de ce terme car aucun caractère particulier ne distingue le *fœtus* des *larvae*. En outre, le stade *fœtus* correspond à *larva* I chez *Scutigera*. *Fœtus* sera désigné ici dans les tableaux comme *larva I*.

(2) FABRE a également constaté « l'apparition », après la mue, de deux bourgeons pédifères qui « s'allongent peu à peu ».

Source : MNHN, Paris

Ces « bourgeons pédifères » sont les ébauches pleurales stigmatifères du 8e métamère macrotergal ou l'un de ses replis (1) (fig. 190). Ce ne sont donc pas des éléments appendiculaires. Nous n'avons d'ailleurs *jamais* trouvé aucune larve

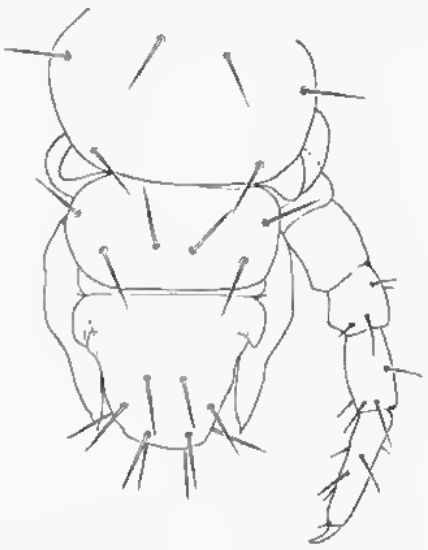


FIG. 190. — Larve du stade *fœtus* = *larva* I à 7 paires de pattes et une paire de bourgeons pédifères de *Lithobius*. La 7e paire de pattes est complète. On remarque, en arrière, la paire de bourgeons pédifères et les deux excroissances assimilées, à tort, à de futurs appendices.

d'aucun stade dont les bourgeons pédifères soient disposés dorsalement; ils sont, au contraire, *toujours latéro-ventraux*, toujours allongés et munis d'une ébauche de griffe, ce qui n'est pas le cas ici.

Les nouveaux segments prennent naissance dans une zone de croissance située en avant du telson. Ils apparaissent, généralement, par groupe de deux et leurs éléments tergaux et sternaux passent par deux états (Y. MURAKAMI). Le premier état, dit « embryonnaire », où les tergites et sternites sont incomplets, précède un second état caractérisé par l'apparition du tergite définitif à la mue du stade suivant. Les documents publiés par MURAKAMI mettent en évidence un point d'une importance morphologique considérable. C'est l'interdépendance des petits et des grands tergites; mais les tergites 8, 10, 12 et 14, de grande surface présentent un développement en deux temps, sur deux stades, tandis que les tergites 9, 11, 13 et 15, de petite surface, naissent d'emblée, en quelque sorte, à la mue du stade suivant. Ils sont en puissance, comme les appendices, au stade précédent, sans être révélés, comme les tergites de grande surface (2).

Le deuxième stade (*larva* II) rassemble les individus pourvus, comme le *fœtus*, de 7 segments complets avec leurs appendices, et 3 segments « embryonnaires », qui présentent trois paires de bourgeons pédifères (8e, 9e, 10e). La première paire de bourgeons (8e) est celle du stade précédent (*fœtus*) qui s'est en grande partie développée, mais reste encore incomplète. C'est à ce stade qu'apparaissent les stigmates des segments pédifères 3 et 5.

Le stade suivant (*larva* III) montre des individus à 8 paires de pattes développées et deux paires de bourgeons pédifères (9e et 10e). On observe huit tergites normalement constitués et un dixième tergite « embryonnaire ». *A ce stade il n'y a pas acquisition de stigmates.*

---

(1) On ne peut considérer ces excroissances comme les portions latérales denticulaires du mésomère macrotergal 9 car elles ne s'individualisent que beaucoup plus tard chez les espèces qui en possèdent.

(2) Ceci n'est, peut-être, vrai que pour les Lithobiinae, car chez *Eastigmatobius* (Henicopinae) les deux types de tergs se développent en deux temps.

Source : MNHN, Paris

Le stade IV (*larva* 1V) a 10 tergites et un douzième « embryonnaire ». Deux paires de bourgeons pédifères sont présentes, celles des 11e et 12e paires de pattes. Une nouvelle paire de stigmates a fait son apparition au segment 8.

Le stade V (*larva* V) est à 12 tergites, 12 paires de pattes et un 14e tergite « embryonnaire ». Une nouvelle paire de stigmates est visible au segment 10. Trois paires de bourgeons pédifères sont nées : celles des 13e, 14e et 15e paires de pattes. Ce n'est qu'au stade suivant, *agenitalis*, que l'animal sera en possession de toutes ces paires de pattes.

Certaines espèces, comme *Lithobius forficatus* L., présentent un stade intermédiaire (*larva media*), avec une seule paire de bourgeons pédifères (13e) à demi développée. Ceci rappelle les caractères du stade *larva* II.

Ces diverses données sont résumées dans un tableau (fig. 191), imité de Y. Murakami : un disque noir ou un rectangle noir (petits tergites) y indiquent les tergites et les appendices développés, un disque blanc les tergites et les appendices « embryonnaires », un disque blanc avec un point noir, les appendices incomplètement développés.

Ce qui précède montre que le rythme normal de croissance est l'apparition de deux paires d'appendices et de deux segments par stade. Il est, par conséquent, intéressant de remarquer que le stade *larva* I = *fœtus* présente des individus qui *sont incomplets à la naissance puisqu'un seul bourgeon pédifère est présent.* Par contre au deuxième stade (*larva* II) le jeune *Lithobius* montre les caractères conjugués de « *fœtus* » et « *larva* II ». En effet, à ce dernier stade, le segment 8 n'est pas complètement développé, mais il y a eu acquisition de deux nouveaux segments « embryonnaires » et de deux bourgeons pédifères (9e et 10e). Les bourgeons pédifères du *fœtus* et de la *larva* II coexistent donc, mais la 8e paire est plus développée que les deux autres. Le segment 8 n'apparaitra complet, avec ses appendices, qu'au stade suivant, *larva* III. Au cours de ce dernier stade, d'ailleurs, les deux segments « embryonnaires » 9 et 10, termineront leur développement, sans acquisition de segments nouveaux. Il y a là une perturbation du rythme d'apparition des segments et des pattes, avec un retard dans le développement du segment 8, qui s'étale sur trois stades. Le stade *larva* V montre un phénomène analogue puisque trois paires de bourgeons pédifères apparaissent ensemble, en même temps que trois tergites correspondant aux 13e, 14e et 15e segments en puissance. Chez la *larva media* de *Lithobius forficatus*, nous retrouvons également le développement particulier, en deux temps, de la première paire de bourgeons pédifères (13e).

Certains stades du développement peuvent donc être, en partie, soustraits à l'observation par une contraction tachygénétique, de telle manière que les caractères des deux stades successifs apparaissent simultanément, ou demeurent ensemble à un stade donné (*larva* II, *larva* V par exemple).

Les mêmes anomalies du rythme d'apparition des segments se retrouvent dans celui des stigmates avec les mêmes ruptures de rythme correspondant, précisément, aux stades critiques qui ont été mis en relief.

Tout d'abord le *fœtus* (*larva* I) éclôt sans stigmate alors que le stade larvaire II, lui faisant suite, en acquiert d'emblée deux paires. A la mue donnant naissance à *larva* III il n'y a *pas apparition de nouvelle paire de stigmates*, tandis que celle séparant *larva* V et *agenitalis*, apporte deux nouvelles paires de stigmates au lieu d'une seule.

Chaque fois que deux paires de stigmates apparaissent en même temps (stade *larva II* et *agenitalis*) nous retrouvons trois paires de bourgeons pédifères au lieu de deux. Les stigmates confirment donc que deux stades différents sont bloqués en un seul, comme le démontre l'apparition des segments « embryonnaires ».

Si au stade *larva* II deux stades différents sont bloqués en un seul, il est étonnant que trois paires de pattes seulement, 8e, 9e et 10e soient présentes au lieu de quatre.

Tout se passe donc comme s'*il y avait eu inhibition d'un métamère* et blocage de deux stades en un seul, avec *apparition de trois paires de pattes au lieu de quatre*. L'absence d'un segment au stade *fœtus* = *larva* I peut être attribuée à un mécanisme inhibiteur dont les effets se prolongeraient, après l'éclosion, en freinant le développement du segment 8 et des suivants 9 et 10. Le même processus jouerait au stade *larva* V, où trois segments nouveaux 13, 14 et 15 apparaissent

Source : MNHN, Paris

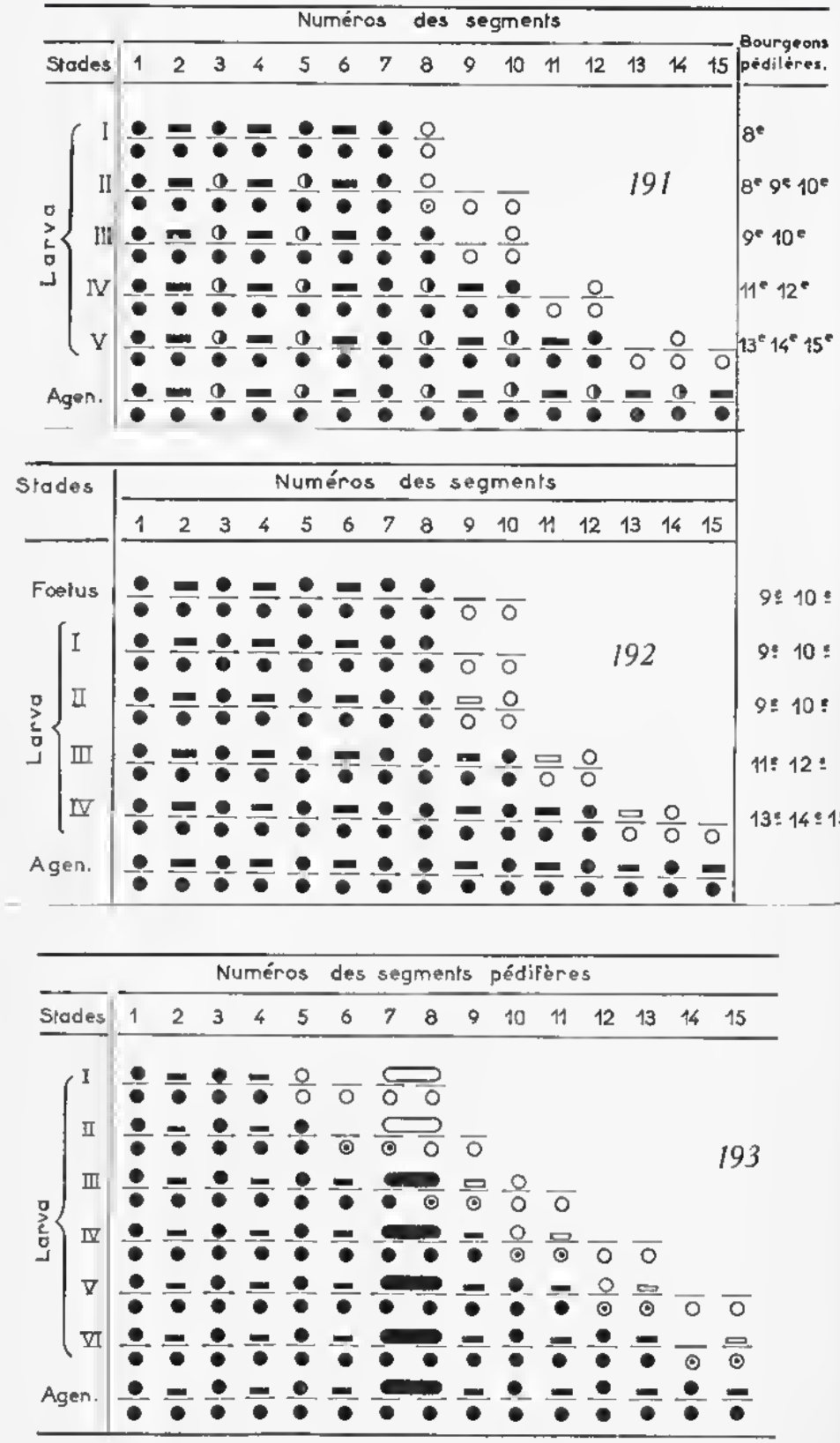


FIG. 191. — Tableau d'apparition des segments et des appendices chez *Lithobius*. Le segment forcipulaire a été volontairement éliminé. Les segments interotergaux sont indiqués par un rectangle, les macrotergaux par un disque noir et les segments stigmatifères par un disque noir et blanc. Les anneaux dits embryonnaires ainsi que les bourgeons pédifères sont en blanc et les appendices à développement étalé sont indiqués par des cercles avec point central aux stades où leur ernissance est incomptète.

FIG. 192. — Tableau d'apparition des segments et des appendices chez *Esastigmatobius*, d'après MURAKAMI. Même représentation que pour *Lithobius*.

FIG. 193. — Tableau d'apparition des segments et des appendices chez *Scutigera*. Même représentation que pour *Lithobius* et *Esastigmatobius*.

Source : MNHN, Paris

ensemble; mais ici il n'y a peut être pas disparition d'un segment car il est fort possible que le quatrième segment soit l'un des génitaux, qui extérieurement ne se signale par aucun appendice. Il n'en reste pas moins qu'un ralentissement du développement du segment 13 se produit chez des espèces comme *Lithobius forficatus* au stade *larva media*.

La première perturbation dans l'acquisition des segments est précisément localisée au niveau des tergites 7 et 8, tous deux de grande dimension. Ce fait est important, car il complète les documents anatomiques précédemment invoqués pour expliquer cette anomalie. Le segment inhibé se situe entre les 7e et 8e; en outre, la non apparition d'une paire de stigmates au stade *larva* III montre que le phénomène inhibiteur a étendu son action au segment 7. En effet, à ce stade on devrait trouver une paire de stigmates au segment 7, ce qui n'a pas lieu. Ce point précis confirme l'hypothèse faisant intervenir l'inhibition d'une portion de métamère 7, entraînant l'absence des stigmates. L'effet de l'inhibition n'est révélé que plusieurs stades après le phénomène de réduction métamérique se situant probablement avant l'éclosion; comme les stigmates apparaissent progressivement au cours des stades larvaires, le segment 7, en partie inhibé, semble normal puisque les appendices existent; il ne montre l'altération subie qu'au moment où la paire de stigmates devrait faire son apparition.

Une autre conséquence de la perturbation étalée sur les trois premiers stades est *l'inversion de l'ordre d'apparition des tergites et, par conséquent, des segments*. En effet, ces tergites apparaissent toujours par paires, mais d'abord dans l'ordre un grand - un petit. Après la perturbation, cet ordre devient un petit - un grand. Cette inversion, qui se retrouvera chez les Scutigéromorphes, parle aussi en faveur de l'absence d'un métamère.

Jusqu'à présent, nous ne possédions aucun document sur le développement des espèces de la sous-famille des Henicopinae dont la formule stigmatique est différente de celle des Lithobiinae. Y. Murakami (1960) apporte des données précieuses sur le développement d'*Esastigmatobius longitarsis* Verh. (fig. 192).

La larve d'*Esastigmatobius* naît avec 8 segments, 8 paires de pattes et deux paires de bourgeons pédifères (9e et 10e), c'est-à-dire au stade *larva* III de *Lithobius*. Toutefois, le degré de développement de la zone de croissance d'*Esastigmatobius* n'a pas son équivalent chez *Lithobius*. Chez ce dernier, les deux segments en puissance (9e et 10e) sont pourvus de sternites et d'un seul grand tergite (10e). Chez *Esastigmatobius* leur développement s'étale sur trois stades : le *fœtus* possède seulement une zone « embryonnaire » non segmentée, la *larva* I acquiert le sternite du segment 9, la *larva* II le sternite et le tergite manquants. Ce n'est qu'au stade *larva* II qu'*Esastigmatobius* a acquis ce que les larves des autres formes possèdent d'emblée après la mue. *Esastigmatobius* a donc un développement plus lent, donc moins contracté, que *Lithobius* puisque l'éclosion donne naissance à une larve de huit segments pédifères correspondant au stade *larva* III de *Lithobius*. La formation des segments « embryonnaires » 9 et 10 est également plus lente que chez *Lithobius* puisqu'elle s'étale sur trois stades au lieu de deux. Toutefois, le retard qu'a pris *Esastigmatobius*, à la naissance, se rattrape sensiblement au niveau de la *larva* II (3e stade). Il serait intéressant de savoir à quel moment du développement se produit l'inhibition du segment, avant ou après l'éclosion. De ce qui précède, il est évident qu'il s'agit d'un phénomène embryonnaire. Les perturbations se produisent dans l'œuf, avant l'éclosion.

Esastigmatobius fournit l'exemple, par excellence, d'un mécanisme inhibiteur s'exerçant chez l'embryon. Il n'y a donc rien de surprenant à ce que les Scolopendromorphes présentent la même réduction métamérique que *Lithobius*.

La réduction ou la disparition de segments du tronc ne sont pas l'apanage des Myriapodes; le fait se rencontre chez les Crustacés Malacostracés. Ces Crustacés, en effet, perdent toute trace de 7e segment abdominal au cours du développement. Chez l'adulte de *Gammarus*, par exemple, Weygolt (1958) a montré sa disparition. S. M. Manton (1960, p. 269) admet la possibilité de disparition de métamères, et cite, chez les embryons de certains Mysides (*Anaspida* et *Squilla*) une fusion de segments se produisant avant l'éclosion. Avec S. M. Manton, nous admettons que l'impossibilité de trouver n + 1 segments chez des Arthropodes ne constitue pas une preuve que le nombre primitif des segments est n et non n + 1.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

Le développement postembryonnaire des Lithobiomorphes montre un rythme d'acquisition segmentaire de deux segments par stade; ces segments apparaissent sous une forme incomplète dite embryonnaire (appendices en bourgeons). Mais une contraction tachygénétique peut réunir plusieurs stades en un seul; c'est le cas, par exemple, pour les *larva* II et les *larva* V de *Lithobius;* les stigmates, qui apparaissent normalement par paire à chaque stade, sont précisément acquis par deux paires aux stades mentionnés.

D'autre part, au stade *larva* II, deux stades différents étant bloqués ensemble, les quatre paires de bourgeons pédifères des quatre futurs segments devraient être présents. Or, il n'en existe que trois. On peut donc supposer qu'un segment pédifère a été inhibé, c'est le 8e vrai, car le *fœtus* = *larva* I ne montre pas de segment à petit tergite qui lui correspondrait.

Le mécanisme inhibiteur agit également sur le segment 7; celui-ci, en effet, est amputé de sa région stigmatifère, puisque la paire de stigmates qui devrait apparaître au stade *larva* III, est absente. Les individus des stades *larva* II et *larva* III, ont chacun deux paires de stigmates au lieu de deux et trois paires.

Le mécanisme inhibiteur qui provoque la réduction métamérique freine aussi le développement des segments suivants 8, 9 et 10. Il faut à ceux-ci, en effet, deux à trois stades, au lieu d'un seul, pour être complets avec des appendices normalement constitués. Ce freinage est plus sensible au niveau du segment 8, dont les appendices se développent en deux temps sur trois stades.

La réduction métamérique entraîne, en outre, une inversion dans l'ordre d'apparition des segments. Après cette réduction les blocs diplosegmentaires apparaissent dans l'ordre « un petit tergite - un grand tergite », au lieu de « un grand - un petit » (1) qui est la règle dans la région antérieure. Enfin, le petit tergite (segment microtergal) du bloc bisegmentaire inversé, appartient, morphologiquement, au bloc bisegmentaire précédent. Ce segment microtergal se développe en deux temps, sur deux stades larvaires.

Le phénomène inhibiteur se produit, chez l'embryon, avant l'éclosion, comme chez les Scolopendromorphes épimorphes.

2. — *SCUTIGÉROMORPHES, COMPARAISON AVEC LES LITHOBIOMORPHES.*

Les Scutigéromorphes ont un développement anamorphique identique à celui des Lithobiomorphes, mais le déroulement des stades est plus régulier, avec acquisition de deux segments et de deux paires de pattes à chaque mue.

L'acquisition des pattes ambulatoires est originale. Dans la zone « embryonnaire » (ou de croissance), on peut reconnaître, en arrière du dernier grand tergite formé, un grand tergite encore imparfait, dit embryonnaire, et quatre paires de bourgeons de futures pattes. Y. MURAKAMI décrit et figure la formation, sous la cuticule de la larve, des deux paires de pattes qui doivent apparaître après la mue conduisant au stade suivant. Ces pattes correspondent aux deux paires de bourgeons les plus antérieures. On peut admettre que l'apparition des nouveaux appendices se fait en deux temps, c'est-à-dire, d'abord par naissance de bourgeons, puis développement de ces bourgeons entre la cuticule de la larve du stade considéré et le futur animal du stade suivant. Nous avons décrit (1948) un mécanisme analogue pour la régénération des appendices de Scutigère.

Nos connaissances sur le développement postembryonnaire des Scutigéromorphes sont réunies dans le tableau fig. 193 qui appelle quelques commentaires. Tout d'abord, la jeune larve naît avec 4 segments, 4 paires de pattes et quatre paires de bourgeons pédifères appartenant à quatre futurs segments.

Chaque larve présente, régulièrement, deux paires de segments en puissance avec leurs bourgeons appendiculaires, alors que chez les Lithobiides il n'en existe qu'une seule paire; mais elle n'acquiert, à chaque stade (en dehors du stade II)

(1) La larve de Scutigéromorphes est prise comme référence, ainsi que les premiers stades des Lithobiides.

Source : MNHN, Paris

qu'une paire de segments « embryonnaires » encore indifférenciés dorsalement. C'est au stade suivant que seul le grand tergite de ces deux segments fait son apparition sous forme embryonnaire. *Les deux paires de segments, bien qu'étant au même stade larvaire n'ont pas le même degré de développement* : la paire antérieure est plus développée que l'autre. Il en est de même, d'ailleurs, pour les appendices qui se forment en deux temps. Il y a, en fait, à chaque stade, après chaque mue, apparition d'un bloc de deux segments complets et d'un bloc de deux segments incomplètement développés (à l'état dit embryonnaire). Il s'agit du phénomène de contraction tachygénétique rencontré sporadiquement chez les Lithobiomorphes, mais *qui se produit ici régulièrement.*

Le rythme d'apparition des segments incomplètement développés n'est pas régulier, car la *larva* II n'acquiert qu'*un seul segment et une seule paire de pattes* au lieu de deux. Elle n'acquiert également qu'*un seul segment embryonnaire et une seule paire de bourgeons pédifères,* ce qui *provoque une très brève inversion dans l'ordre d'apparition des segments,* la larve possédant toujours deux paires de segments embryonnaires. Cet ordre est pour la *larva* II et pour ce seul stade « petit tergite - grand tergite » au lieu de « grand tergite - petit tergite ». Le même phénomène se reproduit chez les Lithobiomorphes à ce même stade, mais il se poursuit tout le long du développement, alors que *Scutigera* rétablit rapidement son équilibre au cours du stade II en développant un microtergal.

Dans les deux groupes, on constate qu'il existe la *même inversion dans l'ordre d'apparition des grands et des petits tergites* et l'acquisition par la deuxième larve *d'un seul segment et d'une seule paire de pattes.*

Le phénomène se produit au niveau de segments plus antérieurs chez la Scutigère et n'entraîne apparemment aucune perturbation. Bien que la réduction métamérique existe chez les Scutigéromorphes il ne se produit aucune perturbation durable dans l'alternance des segments macrotergaux et microtergaux. Les effets de l'inhibition se retrouvent chez les larves I et II dont le développement est manifestement freiné (1).

CONCLUSIONS

La jeune larve de Scutigère éclôt à un stade plus précoce que les Lithobiomorphes. Elle possède quatre segments, quatre paires de pattes bien développées et quatre segments supplémentaires à l'état embryonnaire.

Une contraction tachygénétique réunit, apparemment, deux stades en un seul car on trouve régulièrement, à chaque stade, deux paires de segments embryonnaires.

Le degré de développement des deux paires de segments embryonnaires est différent pour chacune d'elles. Ceci laisse supposer que deux stades devaient être anciennement séparés et qu'ils sont actuellement réunis en un seul par accélération de développement puisque chez *Lithobius* il n'y a acquisition que de deux métamères à chaque stade.

A un stade donné, les segments du stade le plus ancien sont naturellement en avance sur les plus récents. Les appendices de ces segments sont d'ailleurs parfaitement développés, à l'intérieur de la cuticule de la larve, du stade envisagé, alors que ceux des segments récents ne sont qu'à l'état de bourgeons.

Le développement des pattes ambulatoires, en deux temps, étalé sur deux stades et la présence, à un même stade, de deux blocs segmentaires à des degrés de croissance différents se retrouvent chez les Lithobiomorphes. Chez ceux-ci, le phénomène est sporadique, tandis qu'il est régulier chez les Scutigères.

Le rythme d'apparition des segments n'est pas régulier, car la larve II n'acquiert qu'un seul segment embryonnaire et ne développe qu'un seul segment et une seule paire de pattes (5e) au lieu de deux pour les autres stades. Le segment embryonnaire acquis (9e) est couvert par un petit tergite. A ce stade.

(1) L'inversion dans l'ordre d'apparition des segments macro-microtergaux est la conséquence directe de l'inhibition sur la croissance segmentaire, au cours du développement post-embryonnaire. Chez *Scutigera* cette inversion est plus brève.

Source : MNHN, Paris

l'ordre d'apparition des segments, « macrotergal - microtergal » est inversé comme chez *Lithobius*, mais le phénomène est très bref; il ne se produit qu'à ce seul stade.

Comme chez *Lithobius* on constate un freinage du développement ayant pour conséquence l'apparition d'un seul segment au lieu de deux au stade *larva* II. Il est très vraisemblable que ce freinage est dû au mécanisme inhibiteur de réduction segmentaire qui a perturbé la régularité d'apparition des métamères.

Le métamère soustrait à l'observation est le 8e vrai, situé entre les 7e et 8e segments macrotergaux apparents. Chez *Scutigera*, ces deux derniers segments sont fusionnés en un seul (7e apparent) et portent deux paires de pattes (7e et 8e).

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS DE LA QUATRIÈME PARTIE

La musculature longitudinale dorsale est un étément important pour comprendre la segmentation des Chilopodes, mais elle est insuffisante à elle seule. La nature intersegmentaire de certains faisceaux, apporte une preuve incontestable de l'existence de blocs bisegmentaires composés d'un segment macrotergal et d'un segment microtergat.

La musculature des Scolopendromorphes et des Lithobiomorphes présente, au niveau des 7e et 8e segments apparents, une zone perturbée qui se traduit brusquement par la présence de faisceaux apparemment segmentaires, homologues de muscles qui sont toujours intersegmentaires en avant et en arrière de cette zone. Les stigmates font souvent défaut.

Il a été mis en évidence des muscles caractéristiques de chaque catégorie de tergites (grand ou petit) qui permettent d'affirmer que les deux tergites successifs 7 et 8 apparents, couvrent des segments macrotergaux.

L'examen des musculatures longitudinale dorsale et dorso-ventrale appendiculaire ou non conduit à envisager l'inhibition d'un métamère microtergal (8e) totale (*Lithobius*) ou partielle (Scolopendrides).

Le mécanisme responsable, encore inconnu, ne s'exerce pas de la même manière chez tous les groupes, comme en témoignent les Scutigéromorphes chez lesquels il y a fusion secondaire des deux segments macrotergaux en un seul (7e) après inhibition du 8e vrai, et même chez toutes les formes. Chez *Scolopendra*, le petit tergite du métamère inhibé, ou partie de celui-ci, est fusionné au tergite 8; les appendices et le territoire couvrant les stigmates sont absents. *Ethmostigmus* voisin de *Scolopendra*, montre un processus identique mais possède des stigmates au segment macrotergal 7. Par contre *Lithobius* ne possède plus qu'une trace négligeable de microtergite.

Le phénomène inhibiteur provoquant la réduction métamérique agit également sur le segment 7, qui précède la zone perturbée. Ce segment se trouve amputé, très souvent, d'un territoire métamérique postérieur entraînant l'absence des stigmates. L'enpleurium est également altéré.

Il est probable qu'un phénomène anatogue est à l'origine des segments microtergaux, toujours dépourvus de stigmates, et dont le tergite est beaucoup plus court que tes autres. Certains d'entre eux, notamment chez les Lithobiomorphes, conservent des témoins de l'amputation subie, sous forme de denticulations latérales du bord postérieur pouvant représenter les limites du tergite complet. Chez quelques espèces, les grands tergites (6 et 7) ont subi la même amputation, mais les altérations sont moins profondes. L'innervation sensorielle confirme cette amputation par disparition du tronc nerveux postérieur.

Les blocs bisegmentaires, constitués par un segment macrotergal et un segment microtergal, ont une musculature propre, et il semble que l'action inhibitrice n'ait porté que sur le segment postérieur (microtergal). Si l'on remonte l'échelle des Chitopodes, des plus primitifs (Géophilomorphes) aux plus évolués (Scutigéromorphes) on constate une réduction de plus en plus grande de ta surface des tergites des segments microtergaux jusqu'à leur disparition presque totale (Scutigéromorphes). En outre, seul le segment microtergal, dont le développement s'étale sur deux stades (en deux temps), après l'inversion de l'ordre d'apparition des segments, se trouve par conséquent retardé.

Le développement postembryonnaire confirme ces hypothèses, et montre, pendant les premiers stades qui suivent l'éclosion, le processus de réduction métamérique chez les Lithobiomorphes anamorphes. Au premier stade, *fœtus = larva* I, n'apparaît qu'un seul segment, macrotergat, au lieu de deux (macrotergal-microtergal). Le phénomène altère profondément l'ordre d'apparition des segments qui ne sont plus acquis par les larves, par blocs bisegmentaires morphologiques, c'est-à-dire macrotergal-microtergal, mais en deux temps, à cheval sur deux stades : microtergal du bloc précédemment né, macrotergal du bloc suivant. C'est toujours le segment microtergal, incomplet, qui est « en retard » sur le second et se développe sur deux stades.

Source : MNHN, Paris

Le développement étalé sur deux stades, des bourgeons de la 8e paire de pattes, et la non concordance du nombre des paires de pattes entre *Lithobius* et les Scutigères, 8, 9, 10 contre 9, 11, 13, illustrent, mieux encore, le phénomène. En outre, l'apparition des stigmates est bloquée au premier stade *fœtus* = *larva* I de *Lithobius*. A ce stade, il semble bien que les conséquences visibles du mécanisme inhibiteur, déterminant la réduction métamérique, se manifestent par la non apparition d'une paire de stigmates.

Chez les Scutigéromorphes, on retrouve la même inversion dans l'ordre d'apparition des segments, seulement chez la *larva* II. Le phénomène inhibiteur étend son action sur le développement post-embryonnaire, en retardant l'apparition des segments microtergaux extrêmement réduits dans ce groupe.

L'existence d'une telle réduction métamérique, déjà visible chez les Scolopendromorphes épimorphes, montre que le phénomène s'exerce dès la phase embryonnaire.

Il semble que le mécanisme inhibiteur, invoqué pour interpréter tous les faits étudiés, a une action différente suivant les groupes. Il pourrait y avoir une action progressive, nulle chez les Géophilomorphes, notable chez les Scolopendromorphes, atteignant son maximum chez les Lithobiomorphes et chez les formes les plus évoluées (Scutigéromorphes). Chez ces dernières, le phénomène de réduction métamérique tend à effacer, par fusion des deux métamères macrotergaux successifs restant individualisés chez *Lithobius*, les perturbations anatomiques créées, rétablissant ainsi la régularité musculaire (absence de perturbation dans la musculature longitudinale dorsale des Scutigéromorphes).

Les Lithobiomorphes et les Scutigéromorphes apportent donc des témoignages non seulement de la réalité de la réduction métamérique mais aussi des processus par lesquels une Scolopendre de 23 segments pédifères peut donner naissance à une forme de 21 segments sans qu'il soit possible de retrouver des traces anatomiques précises de cette réduction segmentaire.

Source : MNHN, Paris

CINQUIÈME PARTIE

ESSAI DE COMPARAISON DES SEGMENTATIONS DU TRONC DES CHILOPODES ET DES DIPLOPODES CHILOGNATHES

Les Myriapodes Chilopodes et Diplopodes Chilognathes, encore que paraissant assez éloignés les uns des autres, présentent bien des points communs au point de vue de la segmentation du corps, notamment l'existence de zones segmentaires perturbées, et un assemblage des métamères par blocs de deux, au moins dorsalement chez les Chilopodes.

A. — EXISTENCE D'UNE ZONE SEGMENTAIRE PERTURBÉE CHEZ LES DIPLOPODES ET LES CHILOPODES

De la description de la musculature des quatre diplosegments thoraciques (1) des différents Diplopodes Chilognathes, il ressort que *ces diplosegments sont le siège de modifications particulières* : ils représentent une partie du corps très différente du reste du tronc. En effet, chez tous les Chilognathes, les doubles segments abdominaux possèdent deux paires de pattes, chacune avec des muscles segmentaires régulièrement disposés, se répétant de diplosegment en diplosegment. Dans le thorax, au contraire, on constate que le nombre de paires d'appendices est réduit à une paire par anneau dont la musculature paraît elle-même originale. Les Spirostreptides, Iulides, Spirobolides, Oxydesmides conservent, en effet, uniquement dans le thorax, des muscles chiasmatiques, trachéo-ventraux, sterno-dorsaux, qui existent sur toute la longueur du corps chez d'autres groupes, comme les Chordeumides, Craspedosomides, *Polyzonium*.

En outre, les pores répugnatoires, que Ph. Ravoux considère comme « liés aux doubles segments », sont visibles seulement à partir du V[e] diplosegment (premier abdominal) rarement à partir du VI[e], c'est-à-dire que ces pores font défaut dans la zone thoracique.

Il existe, au niveau du IV[e] diplosegment, une zone de transition marquée plus particulièrement par le fait qu'*elle est le point de départ de la translation des appendices* vers l'avant chez les *Pachybolus*.

On retrouve, dans le développement postembryonnaire, la même limite entre la zone thoracique et la zone abdominale. Les jeunes larves de Diplopodes naissent avec sept anneaux : le collum apode, trois diplosegments munis chacun d'une seule paire d'appendices, deux diplosegments avec deux paires de bourgeons pédifères internes et le telson. La jeune larve, à sa naissance, présente donc d'emblée trois paires de pattes correspondant à celles du thorax et en arrière, début de la zone abdominale, deux diplosegments avec leurs appendices embryonnaires.

L'existence d'appendices vestigiaux postérieurs dans le thorax, et même l'absence totale de ceux-ci, prouve *qu'une action inhibitrice agit sur le métamère postérieur des diplosegments thoraciques*. tendant à bloquer le développement des appendices correspondants.

Le corps du Diplopode peut donc être divisé en une zone antérieure, thoracique, de quatre diplosegments où s'exercent des phénomènes tendant à modifier la structure des métamères existants, et une zone postérieure, abdominale où les diplosegments sont semblables, sans qu'aucun processus ne vienne modifier leur struc-

(1) Voir seconde partie.

Source : MNHN, Paris

ture (1). La première zone peut être qualifiée d'instable, par opposition à la seconde qui est stable.

Chez les Chilopodes, il semble que *l'on retrouve des phénomènes inhibiteurs identiques, s'exerçant au niveau des segments microtergaux postérieurs du groupe bisegmentaire*, dont certains éléments (stigmates, bord du tergite) sont absents ou altérés, les appendices restant, néanmoins, intacts. Nous avons vu, toutefois, qu'au niveau du 8e segment microtergal vrai, les appendices eux-mêmes sont absents, ainsi que la majeure partie du métamère, ou même sa totalité. Or, il faut insister sur le fait que le métamère postérieur du IVe diplosegment (7e et 8e métamères) des Diplopodes est le seul qui ne présente aucun vestige appendiculaire visible alors que les autres peuvent en être pourvus dans certains groupes. Chez les Diplopodes, comme chez les Chilopodes, la réalité d'une zone plus profondément perturbée, au même niveau, entre les 7e et 9e métamères (2), semble ainsi confirmée.

De même, il a été démontré que le 7e segment des Chilopodes pouvait, dans certains cas, être lui-même amputé d'une partie de son territoire métamérique, ce qui indique que l'action inhibitrice s'exerce sur les deux segments 7 et 8 réels. Or, chez les Diplopodes on peut constater que le diplosegment IV (7e et 8e métamères) est le seul chez lequel les deux paires de pattes peuvent être modifiées (complexe platosternal des Chordeumides) (3).

Les diplosegments du thorax des Diplopodes sont donc le siège de phénomènes inhibiteurs analogues à ceux qu'on observe chez les Chilopodes, tendant d'une part à bloquer le développement des métamères microtergaux (postérieurs des diplosegments), et d'autre part à établir une limite entre les deux zones par une activité accrue au niveau des 7e et 8e segments (IVe diplosegment). Cette action inhibitrice plus intense se traduit chez les Chilopodes par la disparition quasi totale d'un métamère (8e), ou par des perturbations sérieuses avec disparition des appendices, et, chez les Diplopodes, par l'absence des appendices et un bouleversement complet du IVe diplosegment.

Les Diplopodes, dans leurs éléments segmentaires thoraciques s'identifient ainsi aux Chilopodes, au moins en ce qui concerne les phénomènes réducteurs qui régissent leur segmentation.

La répétition du phénomène réducteur tous les quatre diplosegments chez les Diplopodes, tous les huit métamères chez les Chilopodes, ne peut être accidentelle, le fait étant trop général.

On trouve, en effet, une zone thoracique de quatre diplosegments chilopodiens (huit métamères) chez les Diplopodes, puis dans les *quatre* diplosegments situés en arrière, une condensation segmentaire des anneaux gonopodiaux. Chez les Chilopodes, on remarque une zone de réduction métamérique au niveau du 8e métamère vrai. Or, ces chiffres de huit métamères ou quatre diplosegments ne peuvent être dus au hasard, et si l'on se réfère aux données embryologiques de O. Pflugfelder, qui explique la segmentation du corps des Myriapodes par fragmentation successive en macrosomites de premier ordre, ces derniers se divisant en macrosomites de deuxième ordre (deux éléments), puis en macrosomites de troisième ordre (quatre éléments ou diplosomites), enfin en microsomites (huit métamères), on est frappé de trouver chez les Chilopodes et chez les Diplopodes étudiés cette répétition de huit métamères (4 × 2 chez les Diplopodes).

On peut envisager, dans ces conditions, que chaque macrosomite de premier ordre possède une potentialité de fragmentation et, corrélativement, un potentiel réducteur propre, une sensibilité particulière aux facteurs d'inhibition et qu'une réduction métamérique peut s'effectuer ou non à son niveau d'une manière différente suivant les macrosomites envisagés.

---

(1) Mis à part, bien entendu, les segments gonopodiaux des ♂.

(2) La disparition d'un métamère n'a pu être mise en évidence chez les Diplopodes, ni même la fusion du 8e vrai avec le 9e comme chez les Chilopodes. La zone en question se situe donc au niveau du 8e métamère réel, correspondant au 8e altéré ou absent des Chilopodes.

(3) Ce phénomène peut être, évidemment d'ordre sexuel (caractère sexuel secondaire lié au sexe ♀ puisque seule la ♀ possède ce complexe), et il peut s'agir d'une coïncidence.

Source : MNHN, Paris

Cela explique que le macrosomile de base (1er ordre), donnant naissance aux diplosegments thoraciques des Diplopodes, soit atteint d'une réduction segmentaire uniforme, alors que le suivant, comprenant le « diplosegment » gonopodial, ne présente d'inhibition métamérique qu'au niveau du macrosomite postérieur de deuxième ordre.

La même hypothèse peut être étendue aux Chilopodes, mais il est néanmoins utile d'insister sur le fait que l'inhibition métamérique la plus complète se situe toujours à l'extrémité distale d'un groupement segmentaire, soit que l'on considère le macrosomite de premier ordre dans son ensemble, ou les macrosomites de 3e ordre, ou les deux à la fois.

B. — LE BLOC BISEGMENTAIRE DES CHILOPODES

L'étude précédente montre que les Chilopodes présentent des segments rassemblés par blocs de deux (groupes diplotergaux) et sont, au moins dorsalement, des Diplopodes. Cette conclusion, pressentie par O. Dubosco (1900) a été soutenue récemment par Ph. Ravoux (1959-1962). Mais n'existe-t-il pas d'autres points communs entre les deux classes : Chilopodes et Diplopodes ? Le bloc bisegmentaire des Chilopodes est-il un simple assemblage dorsal de deux métamères ou bien constitue-t-il une unité morphologique spéciale ? Est-il comparable au diplosegment des Diplopodes ?

Ce bloc est constitué, nous l'avons vu, par un métamère macrotergal complet, avec stigmates et par un métamère microtergal incomplet sans stigmates.

La musculature longitudinale dorsale (fig. 183-184) des couches profonde et superficielle est très différente suivant les sclérifications tergales envisagées, de telle sorte que chaque tergite, petit ou grand, peut être caractérisé par ses faisceaux musculaires. Des groupes bitergaux qui se répètent, semblables à eux-mêmes, tout le long du corps, peuvent ainsi être mis en évidence.

La musculature appendiculaire (fig. 187) est disposée irrégulièrement dans les deux métamères (macrotergal, microtergal) tout en étant composée de faisceaux homologues.

A priori on admet que le segment macrotergal représente le métamère le plus complet, et les points d'insertion dorsaux des muscles tergo-coxaux sont contenus, en totalité, dans ses limites. Pour le segment microtergal, la physionomie est toute différente, car seul le muscle tergo-epicoxal (*te*), absent chez *Scutigera*, est contenu dans le segment apparent, les autres faisceaux, procoxo-tergaux (*pt*) d'une part, tergo-coxaux rotateurs (*tc.r*) et tergo-coxaux postérieurs (*tc.p*) d'autre part rejoignent les segments macrotergaux précédents et suivants. Il semble donc apparemment, qu'ils soient intersegmentaires (1).

Les groupes bisegmentaires sont limités par les attaches des muscles appendiculaires, en prenant pour point de départ antérieur le muscle procoxo-tergal (*pt*), muscle segmentaire de métamère macrotergal, et, en admettant que les muscles postérieurs du bloc (*tc.r* et *tc.p*) ou tout au moins le tergo-coxal postérieur (*tc.p*) sont également segmentaires.

Les blocs bisegmentaires des Chilopodes constituent donc des unités indissociables, dont la musculature est caractéristique de chaque groupe dimétamérique. La « diplopodie » des Chilopodes ne se limite donc pas seulement aux plaques tergales mais à l'ensemble des deux métamères. Elle est plus profonde, chez les Chilopodes, qu'on ne peut le soupçonner *a priori*.

---

(1) Cette notion demeure, toutefois, arbitraire. Il est probable, en effet, qu'une fraction du tergite suivant, comprise antérieurement au-delà de l'apodème tendineux ou des points d'insertion des longitudinaux dorsaux intersegmentaires, appartient au métamère précédent. Chez *Scolopendra* les muscles postérieurs aboutissent dans une zone tergale (prétergite) limitée, en arrière, par le sillon transversal continuent les sillons des bourrelets latéraux. Chez les Diplopodes les muscles trachéo-dorsaux s'insèrent sur la face antérieure du prophragma et sont donc segmentaires. Mais souvent, ces muscles pénètrent très loin dans l'anneau suivant et paraissent intersegmentaires. Il semble qu'il y ait seulement là une apparence : il serait vain de vouloir délimiter un métamère par une transversale rectiligne. Les limites métamériques peuvent, en effet, correspondrent à des lignes sinueuses, les points d'insertion des muscles appendiculaires et longitudinaux dorsaux, tous caractéristiques des métamères étant étroitement intriqués. En l'absence du phragma individualisé comme chez les Diplopodes, il est difficile d'être affirmatif pour le cas des segments macrotergaux et microtergaux successifs des Chilopodes. Le cas est identique d'ailleurs dans le diplosegment lui-même des Diplopodes.

Source : MNHN, Paris

C. — ESSAI DE COMPARAISON

Le diplosegment des Diplopodes constitue également une unité morphologique qui a été définie dans la seconde partie, mais ce groupe segmentaire est-il comparable à celui des Chilopodes ?

Il est tentant de comparer entre eux les deux blocs segmentaires, mais une question importante n'est pas encore résolue : les muscles trachéo-dorsaux des Diplopodes sont-ils des appendiculaires ?

La nature exacte des poches trachéennes n'étant pas encore établie, malgré les recherches entreprises, il est difficile de trancher la question. Ph. Ravoux a consacré quelques pages à la comparaison des poches trachéennes des Diplopodes et de la ligelle apodématique des Symphyles; il semble bien que ces structures soient très semblables, sinon identiques. Ph. Ravoux a déjà écrit (p. 340) que « l'origine de ces formations est très comparable puisque, dans l'un et l'autre groupe, elles se forment par invagination de la paroi sternale en correspondance avec la base de la patte dont elles représentent une partie pour le moins subcoxale (et même coxale chez les Symphyles) ». Nous partageons l'opinion de Ravoux et renvoyons le lecteur à la troisième partie de ce travail où nous démontrons que la poche trachéenne des gonopodes s'articule *à la base coxale du « télopodite », et non au sternite.*

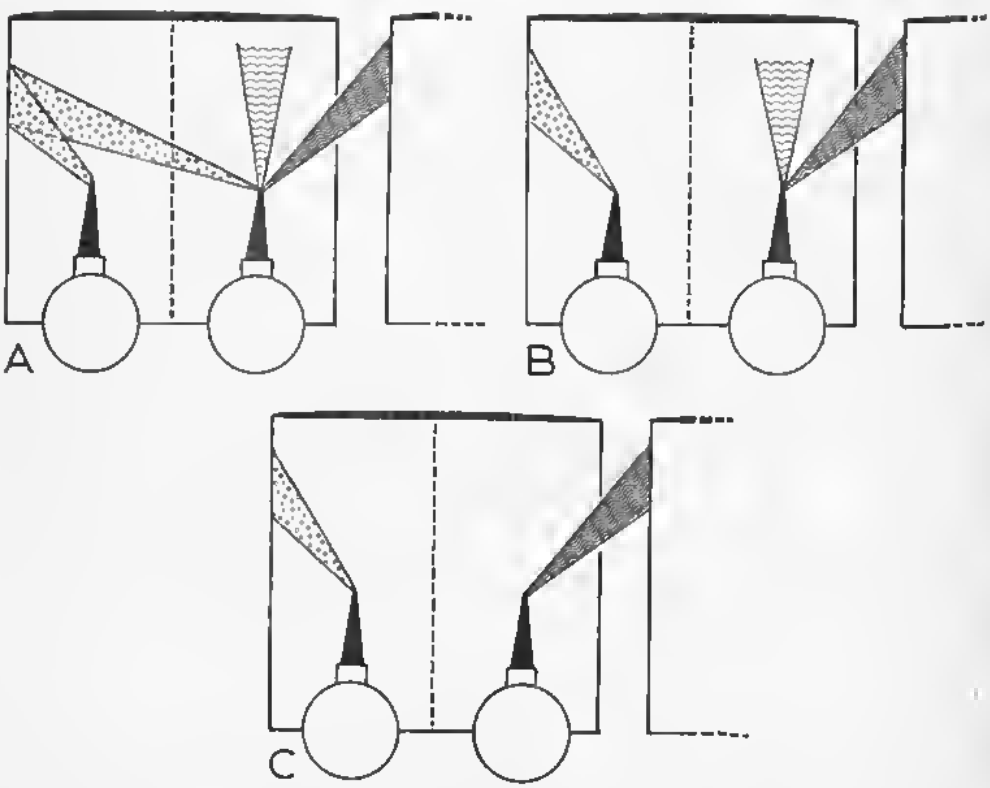


Fig. 194. — Musculatures trachéo-dorsales schématiques comparées des Chordeumides-Craspedosomides A, *Callipus* B et Spirobolides-Spirostreptides C. Les muscles homologues sont de mêmes trames et celles-ci empruntées aux Chilopodes. Les poches trachéennes sont en noir et seules les coxae sont représentées. Chaque diplosegment est en trait plein.

Les trachéo-dorsaux des Diplopodes seraient donc des muscles appendiculaires, ce qui est vraisemblable car, dans le cas contraire, il faudrait admettre l'absence de muscles appendiculaires chez les Diplopodes. Néanmoins on ne peut encore homologuer, avec certitude, les trachéo-dorsaux des Diplopodes avec les appendiculaires des Chilopodes, car il existe chez ces derniers, notamment les

Source : MNHN, Paris

Lithobiomorphes, une musculature tergo-furcoïdale. Les points d'insertion des muscles sont totalement différents des appendiculaires et certains franchissent même un métamère sans s'y arrêter.

Pourtant, en comparant les musculatures des Chilopodes (appendiculaires) et des Diplopodes, on est frappé par les analogies existant entre elles. Par exemple (fig. 194 A) en examinant le cas le plus complexe présenté par les Chordeumides, Craspedosomides, Callipoidea, etc., on retrouve dans un diplosegment donné, un faisceau segmentaire (appendice antérieur) et un faisceau rejoignant le diplosegment suivant (appendice postérieur), segmentaire également puisque attaché à la face antérieure du phragma. En outre, deux muscles supplémentaires sont attachés à la paire de pattes postérieure : un antérieur intersegmentaire et un médian segmentaire. C'est ce qu'évoque le groupe macrotergal-microtergal des Chilopodes (fig. 187). Chez les autres groupes (fig. 194 B et C), les faisceaux antérieur et médian de la paire de pattes postérieure sont absents.

Naturellement il est impossible de retrouver tous les muscles des Chilopodes, mais le diplosegment des Diplopodes est très particulier. Quelques muscles peuvent être absents par suite de la coalescence des deux métamères.

Des rapprochements sont donc possibles entre les deux musculatures, mais nous ne pouvons encore conclure à l'homologie parfaite des groupes musculaires des blocs bisegmentaires des Chilopodes et des Diplopodes.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS DE LA CINQUIÈME PARTIE

Un processus inhibiteur agissant sur certains métamères (postérieur du diplosegment des Diplopodes, microtergal des Chilopodes) ayant pour conséquence des modifications importantes de ce métamère, a pu être mis en évidence chez les Chilopodes et les Diplopodes. Chez ces derniers, les perturbations se situent uniquement dans le thorax, principalement au niveau du métamère postérieur du diplosegment où les appendices sont considérablement réduits ou absents. En outre, les zones les plus perturbées correspondent à la même région dans les deux groupes (8e métamère).

Il semble que la segmentation des Myriapodes Diplopodes et Chilopodes ait pour base l'existence de tagmes de huit métamères correspondant à des macrosomites embryonnaires de premier ordre. Chaque macrosomite aurait une potentialité de fragmentation et corrélativement de réduction métamérique propre.

Le bloc bisegmentaire (macrotergal-microtergal) des Chilopodes constitue une unité morphologique spéciale, comme le diplosegment des Diplopodes; il possède une musculature propre. La « diplopodie » des Chilopodes est beaucoup plus profonde qu'on ne le soupçonnait et n'affecte pas seulement la région tergale.

La nature des poches trachéennes des Diplopodes n'étant pas encore établie avec certitude, on ne peut conclure à l'homologie des muscles appendiculaires des Chilopodes et des faisceaux trachéo-dorsaux des Diplopodes. Néanmoins les musculatures dorso-ventrales, des groupes bisegmentaires des Chilopodes et des Diplopodes présentent de grandes analogies qui pourraient suggérer l'existence d'homologies véritables.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

L'objet de ce travail était la résolution d'un certain nombre de problèmes posés par la morphologie des Diplopodes et des Chilopodes et essentiellement relatifs à la segmentation du tronc : structure du thorax des Diplopodes, interprétation de ses appendices, gonopodes, étude de l'anomalie présentée par beaucoup de Chilopodes au niveau des tergites 7 et 8.

Pour résoudre ces problèmes il était indispensable, en raison de l'insuffisance des critères fournis par l'embryologie, de trouver des caractères anatomiques permettant de définir, avec certitude, le métamère, unité élémentaire de la segmentation. Ces caractères ont été fournis par la musculature longitudinale dorsale et surtout, chez les Diplopodes, par des complexes musculaires liés aux sclérites de la base appendiculaire (sternite et poches trachéennes); en l'absence d'appendices caractéristiques d'un segment, on retrouve cette musculature soit complète, soit réduite, mais toujours significative.

Des conclusions détaillées ayant été données à la fin de chaque chapitre, nous exposerons seulement ici le résumé des résultats les plus importants auxquels nous sommes parvenus.

Le thorax des Diplopodes est constitué par quatre diplosegments. Dans le collum (1er diplosegment), le métamère antérieur est amputé d'une région fusionnée à la capsule céphalique; la gula représente, en grande partie, le trachéo-sternite postérieur, et le métamère antérieur ne montre plus que des fragments trachéo-sternaux auxquels sont soudées les apophyses dites céphaliques, qui représentent les éléments phragmatiques du collum.

Les autres diplosegments thoraciques possèdent seulement chacun une paire d'appendices différenciés, qui appartiennent au métamère antérieur. Les métamères postérieurs en sont dépourvus, mais on doit considérer comme des vestiges (ou des appendices profondément modifiés) les pénis et les vulves du métamère postérieur du IIIe diplosegment (deuxième pédifère). En outre, chez les Spirobolides, on peut démontrer l'existence d'une translation des appendices vers l'avant, de telle sorte que la paire d'appendices antérieure au Ve diplosegment se trouve rattachée à l'anneau IV, celle de l'anneau IV au IIIe, etc.; mais le déplacement n'affecte pas les pénis ou les vulves, dont la position reste fixe dans le métamère antérieur du IIIe diplosegment.

Les ♀ des Chordeumides offrent enfin une structure énigmatique, le platosternite, situé en arrière des vulves; nous avons pu montrer que sa musculature correspond à celle des deux paires d'appendices du IVe diplosegment, ce qui entraîne un décalage dans le nombre et l'ordre apparent des appendices des deux sexes : le ♂, dépourvu de platosternite, conserve la paire de pattes ambulatoires antérieure du diplosegment IV.

L'étude des organes copulateurs mâles est à l'origine de la découverte d'un phénomène de coalescence de deux diplosegments, chez la plupart des Chilognathes, correspondant aux VIIe et VIIIe diplosegments des Colobognathes.

Chez les Spirostreptides, la 9e paire de pattes du diplosegment gonopodial (VIIe), est extrêmement réduite, presque invisible, mais conserve une musculature gonopodiale typique. C'est la preuve de l'inhibition plus ou moins poussée des gonopodes, chez les Spirostreptides et leurs voisins.

Le développement des *P. 9*, et par extension des gonopodes, est probablement sous une influence hormonale régissant les caractères sexuels. Cette influence pourrait être de nature androgène et un exemple peut nous être offert par les quelques Diplopodes présentant le phénomène de la périodomorphose.

Afin de donner un aperçu général du problème de la segmentation du corps des principales classes de Myriapodes, les quatre ordres des Chilopodes ont été l'objet de recherches particulières. Ces recherches ont conduit à envisager l'inhibition, plus ou moins complète (avec disparition des appendices), d'un métamère dans une zone située entre les 7e et 8e métamères apparents. Le phénomène inhibiteur a pour conséquence une altération profonde de la musculature à ce

Source : MNHN, Paris

niveau. Il explique la présence de deux métamères macrotergaux successifs, au lieu de l'alternance régulière, habituellement observée, d'un segment macrotergal et d'un segment microtergal. Le développement postembryonnaire renforce l'hypothèse en révélant l'existence d'anomalies dans l'apparition des segments. Un processus inhibiteur analogue pourrait être à l'origine de la réduction des tergites, de l'absence des stigmates aux métamères microtergaux, et de l'altération des formules stigmatiques des Lithobiomorphes et Scolopendromorphes.

Le même processus inhibiteur semble être à l'origine de l'absence des appendices postérieurs des diplosegments thoraciques des Diplopodes. Si l'on constate, comme l'a pressenti O. Duboscq et prouvé Ph. Ravoux, que tout Chilopode est fondamentalement Diplopode, au moins dorsalement, nous pouvons avancer à notre tour, que tout Diplopode est également Chilopode au moins dans la région thoracique et que les blocs bisegmentaires des Chilopodes et les diplosegments constituent des unités morphologiques originales avec leur musculature propre.

Ces résultats posent, chez les Myriapodes, un problème de biologie générale qui s'étend d'ailleurs aux autres Arthropodes : c'est celui de l'interprélation de métamères incomplets ou absents. Il semble que la segmentation des Myriapodes étudiés ait pour base l'existence de tagmes de huit métamères correspondant à des macrosomites de premier ordre. Chaque macrosomite aurait un potentiel de fragmentation et corrélativemeut de réduction métamérique propre. Nous avons montré que l'hypothèse la plus satisfaisante, pour expliquer cette réduction, consiste à admettre l'intervention d'un phénomène d'inhibition, qui freinerait ou bloquerait le développement du matériel embryonnaire correspondant aux segments perturbés. Les travaux biologiques récents conduisent à attribuer cette inhibition à l'action d'un ou plusieurs facteurs humoraux, dont la nature et l'origine restent évidemment à préciser; il peut s'agir, soit d'hormone antagoniste d'un facteur de croissance, soit d'une sécrétion insuffisante de ce facteur, soit enfin d'une sensibilité différentielle des divers territoires à l'action de cet inducteur; peut-être même y a-t-il interférence de ces causes diverses. On peut aussi expliquer les alternances de segments complets et de métamères réduits par l'existence d'un cycle de sécrétion agissant sur le développement des métamères; ce cycle a été mis en évidence par l'étude du développement postembryonnaire au cours duquel les métamères microtergaux croissent plus lentement que les métamères macrotergaux. La manifestation la plus complète du cycle de sécrétion correspondrait aux phénomènes de périodomorphose, caractéristiques de quelques rares Diplopodes. On objectera qu'aucun fait expérimental ne vient appuyer directement ces interprétations; elles n'en restent pas moins valables comme hypothèses de travail, qui pourraient diriger des recherches ultérieures vers une voie féconde. La morphologie pure aurait ainsi prouvé son utilité, en orientant, vers des solutions biologiques, la résolution des problèmes qu'elle seule peut poser.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE (1)

Appelgarth (A. G.). — 1932. — The anatomy of the cephalic region of a Centipede *Pseudolithobius megaloporus*. *Microent.*, 17, p. 127-171.

Attems (C.). — 1926. — Diplopoda in *Kükenthal Handb. Zool.*, 4, p. 1-402.

Bekker (E.). — 1926. — Zur Phylogenetischen Entwicklung der Skeletts und der Muskulatur der Ateloceraten (Tracheaten). I. Das Tergalskelett und die Dorsalmuskulatur von Chilopoden. *Rev. zool. russe*, 4, n° 4, p. 3-67.

— 1949. — Le squelette pleurosternal et sa musculature chez les Chilopodes épimorphes. *Zool. Zh. S.S.S.R.*, 28, fasc. 1, p. 39-58.

— 1950. — Titre en russe (Les organes locomoteurs et l'évolution des Arthropodes Trachéates [Tracheata]). *Rev. Univ. Moscou*, n° 10, *Biol. Sc. sol.*, p. 91-106.

— 1961. — On the evolution of the leg in Tracheata. Part. I. The subcoxal theory and its criticism. *Rev. russe entom.* 39, p. 521-528.

— 1961. — Même titre. Part. II. — Evolution of the skeleton of the segment in Chilopoda. *Ibid.*, 40, p. 490.

Bigler (W.). — 1913. — Die Diplopoden von Basel und Umgebung. *Rev. suisse zool.*, 21, n° 18, p. 673-793.

— 1919. — Beitrag zur Kenntnis alpiner Leptoiuliden. *Ibid.*, 27, n° 8, p. 283-333.

— 1929. — Die Diplopodenfauna des Schweizerischen Nationalparks. *Res. rech. sci., parc nal. Suisse*, Aarau, n° 5, p. 1-86.

Börner (C.). — 1902. — Über die Gliederung der Laufbein der Atelocerata Heymons. *Sitzb. Gesell. Freunde, Berlin*, n° 9, p. 205-229.

— 1903. — Die Beingliederung der Arthropoden. 3. Mitteilung die Cheliceraten, Pantopoilen und Crustaceen betreffend. *Ibid.*, n° 7, p. 292-341.

Brade Birks (H. K.) et Brade Birks (S. G.). — 1917. — Notes on Myriapoda. VIII. A new member of the order Ascospermophora (*Jacksoneuma bradeae* gen. n. sp. nov.). *Journ. Zool. Res.*, 2, n° 4, p. 135-149.

Brocher (F.). — 1930. — Observations biologiques sur la ponte et les premiers stades de *Lithobius forficatus* L. *Rev. suisse Zool.*, 37, n° 18, p. 375-383.

Brölemann (H. W.). — 1901. — Myriapodes du Musée de Sao Paulo. *Rev. Mus. Paulista*, 5, p. 35-237.

— 1916. — Les gonopodes des Spirostreptes. Note préliminaire. *Bull. Soc. entom. France*, 1, p. 51-53.

— 1916. — Un processus évolutif des Myriapodes Diplopodes. *C. R. Acad. Sci.*, 162, p. 645-647.

— 1916. — Les vulves des Polydesmiens (Myriapodes). Note préliminaire. *Bull. Soc. entom. France*, 1, p. 60-62.

— 1917. — Le stylet proslalique des Spirostreptes. *Ibid.*, n° 8, p. 151-152.

— 1918. — Quelques indices d'évolution chez les Myriapodes. *Tr. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, mem. 28, p. 1-33.

— 1920. — Myriapodes. III. Diplopoda in Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale (1911-1917). Paris, Lhomme, p. 51-298.

— 1923. — Liste des Myriapodes de l'Académie malgache de Tananarive (suite). *Bull. soc. Soc. Zool. France*, 48, p. 55-79.

— 1926. — Myriapodes recueillis en Afrique occidentale française par M. l'Administrateur en chef L. Dubosco. *Arch. Zool. exp. gen.*, 65, fasc. 1, p. 1-159.

— 1930. — Sur quelques Myriapodes des Basses-Alpes. *Bull. Soc. hist. nat. Toulouse*, 9, p. 242-262.

— 1930. — Eléments d'une faune des Myriapodes de France. Chilopodes. Imp. toulous., p. 1-405.

(1) Nous avons essayé de donner une liste, aussi complète que possible, des travaux dans lesquels les gonopodes sont représentés avec une partie de leur musculature. Aucun ouvrage n'ayant été publié sur l'anatomie de ces organes particuliers, il a paru utile de rassembler ici le plus possible de références des publications dont les figures sont suffisamment claires et précises pour être utilisées dans un travail de morphologie.

Source : MNHN, Paris

BRÖLEMANN (H. W.). — 1932. — Les segments thoraciques chez les Diplopodes Chilognathes (Myriapodes). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 64, p. 471-482.

— 1935. — Myriapodes Diplopodes (Chilognathes I) *in* Faune de France. Paris-Lechevalier, p. 1-368.

BRÖLEMANN (H. W.) et LICHTENSTEIN (J. L.). — 1919. — Les vulves des Diplopodes (Mémoire préliminaire). *Arch. Zool. exp. gen.*, 58, fasc. 4, p. 173-218.

BUCHERL (W.). — 1940. — Sobre a musculature da *Scolopendra viridicornis*. *Mem. Inst. Butantan*, 14, p. 65-95.

CARL (J.). — 1913. — Die gonopoden von *Epinannolene* und *Pseudonannolene*. *Zool. Anz.*, 42, n° 4, p. 174-177.

CARPENTIER (F.) et BARLET (J.). — 1961.

— 1962. — Le thorax des Japygides. *Bull. Ann. Soc. roy. entom. Belgique*, 98, p. 95-123.

DEMANGE (J.-M.). — 1959. — Sur la présence d'une deuxième paire de membres vestigiaux au segment gonopodial des adultes de Spirostreptides. *C. R. Acad. Sci.*, 248, p. 2032-2033.

— 1948. — Note sur la mue, l'autotomie et la régénération chez une Scutigère. *Bull. Mus. hist. nat.*, (2), 20, p. 165-168.

1959. — L'accouplement chez *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch), avec quelques remarques sur la morphologie des gonopodes et leur fonctionnement. *Bull. Soc. ent. France*, 64, n° 9/10, p. 198-207.

1961. — Matériaux pour servir à une révision des Harpagophoridae. *Mem. Mus. hist. nat.*, ser. A, Zool., 24 p. 1-274.

1962. — Sur la segmentation thoracique des Spirobolides et Spirostreptides (Diplopodes). *C. R. Acad. Sci.*, 255, p. 2811-2819.

1962. — Sur la nature diplopodienne des segments thoraciques des Spirobolides et des Spirostreptides (Myriapodes Diplopodes). *Bull. Mus. hist. nat.*, (2), 34, n° 5, p. 355-364.

— 1962. — Sur la segmentation thoracique et le platosternite des Chordeumides (Diplopodes). *Ibid.*, (2), 34, n° 6, p. 467-470.

1963. — La nature du premier diplosegment thoracique ou collum des Diplopodes. *C. R. Acad. Sci.*, 256, p. 3347-3349.

1963. — La segmentation dorsale des Myriapodes Chilopodes au niveau de la zone des 7e et 8e segments. *Ibid.*, 257, p. 514-517.

— 1964. — L'anneau gonopodial (VIIe) de *Callipus* et ses homologies avec les VIIe et VIIIe diplosomites des Colobognathes (Myriapodes, Diplopodes, Chilognathes). *Ibid.*, 258, p. 1051-1053.

— 1964. — Les appendices postérieurs (9e paire), du diplosegment gonopodial (VIIIe), des Spirostreptoidea (Myriapodes Diplopodes). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, (2), t. 36, n° 2, p. 191-210.

DENIS (J. R.). — 1928. — Etudes sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles, suivies de considérations sur la morphologie de la tête des Insectes. *Arch. Zool. exp. gen.*, 68, p. 1-291.

— 1963. — Compléments et corrections au volume III du traité de P. P. Grassé (Morphologie des Arthropodes). *Trav. lab. Zool. stat. aqui. Grimaldi. Fac. Sci. Dijon*, n° 47, p. 1-80.

DUBOSCQ (O.). — 1898. — Recherches sur les Chilopodes. *Arch. Zool. exp. gen.*, (3), 6, p. 481-650.

— 1900. — Le développement de la Scolopendre d'après Heymons. *Ibid., Notes et revue*, n° 12, p. XXVI-XXXII.

DOHLE (W.). — 1964. — Die Embryonalentwicklung von *Glomeris marginata* (Villers) im Vergleich zur Entwicklung anderer Diplopoden. *Zool. Jhb. anat.*, 81, p. 241-310.

DUSCH (V. M.). — 1937. — Postembryonic growth in the *Pachyiulus flavipes* C. L. Koch. *Zool. J. Moscow*, 16, p. 324-325.

EFFENBERGER (W.). — 1909. — Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Polydesmus*. *Jen. Zeits. Naturw.*, 44, p. 527-586.

FABRE (J. H.). — 1855. — Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriapodes. *Ann. Soc. sc. nat. Paris*, Nouv. sér., Zool., III, p. 257-316.

FAHLANDER (K.). — 1938. — Beiträge zur Anatomie und systematischen Einleitung der Chilopoden. *Inaug. disert. Uppsala*, 17, p. 1-148.

— 1940. — Die segmentalorgane der Diplopoden, Symphyla und Inseria Apterygota *Zool. Bidr. Uppsala*, 18, p. 243-251.

Source : MNHN, Paris

FECHTER (H.). — 1961. — Anatomie und Funktion der Kopfmuskulatur von *Cylindroiulus teutonicus* (Poc.). *Zool. Jahrb. (Anat.)*, 79, H. 4, p. 479-528.

FERRIS (G. F.). — 1940. — The myth of the thoracic sternites of Insect. *Microen.*, (3), 5, p. 87-90.

FEUERBORN (H. J.). — 1925. — Das Problem der segmentalem Gliederung des Insektenthorax, 6. Bidrag : Der Thorax der Apterygoten und Myriapoden. Zugleich ein Ausblick zu den Arachnoiden. *Zool. Anz.*, 64, n° 1/2, p. 29-50.

FÜLLER (H.). — 1962. — Helikoidstruktur der quergestreiften Muskulatur bei Chilopoden Naturw., 49, H. 5, p. 1-2.

— 1963. — Die Bedeutung der Chilopoden Morphologie die Subcoxal theorie. *Zool. Anz.*, 170, 11. 5/6, p.

— 1963. — Histologische, polarisationsoptische und in histochemische Untersuchungen über das bindegewge Innenskelett der Chilopoden. *Zeits. wiss. Zool.*, 168, H. 1/2, p. 184-207.

— 1963. — Vergleichende untersuchungen über das Skelettmuskelsystem der Chilopoden. *Abh. Deutsch. Akad.* wissen. Berlin (Chem., Geol., Biol.), n° 3, p. 1-98.

GOUIN (F. J.). — 1959. — Le thorax des Insectes à la lumière des travaux récents. *Ann. bibl.*, 35, fasc. 7/8, p. 269-303.

HEATHCOTH (F. G.). — 1888. — The postembryonic development of *Iulus terrestris*. *Philos. Trans. roy. Soc. London*, 179, p. 157-179.

HEFNER (R. A.). — 1929. — Studies of Parajulid Diplopodes. I. The development of the internal sexual structures of *Parajulus impressus* Say. *J. Morp. Philadelphia*, 48, 1, p. 153-163.

HERBST (G.). — 1889. — Analomische Untersuchungen der *Scutigera coleoptrata* L..., etc. Des. Jena.

— 1891. — Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden..., etc. *Bibl. Zool.*, 9, p. 1-42.

HEYMONS (R.). — 1897. — Mittheilungen über die Segmentierung und den Korperbau der Myriapoden. *Sb. Preuss. Akad. Wiss. Math.-Naturw. Kl. Berlin*, 40, p. 915-923.

— 1901. — Die Entwicklunggeschichte der Scolopender. *Zool.*, 33, p. 1-244.

HICKMANN (V. V.). — 1936. — The embryology of the Syncarid Grustacean, *Anaspides tasmaniae*, *Pap. roy. soc. Tasm.*, p. 1-35.

HOFFMANN (R. L.) et ORCUTT (B. S.). — 1960. — A synopsis of the *Atopetholidae*, a family of Spiroboloid Millepeds. *Proc. U.S. Nal. Mus. Smith. Inst. Wash.*, 111, n° 3 426, p. 95-165.

HOLMGREN (N.). — 1916. — Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten... Myriapoden und Insekten..., etc. *K. Sv. vetensk. Akaad. Handl.*, 56, n° 1, p. 1-303.

JANGI (B. S.). — 1961. — The skeletonmuscular mechanism of the so-colled anal legs in the Centipede *Scolopendra amazonica*. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 54, p. 861-869.

KRUG (H.). — 1907. — Beiträge zur Anatomie der Gattung *Iulus*. *Jena. Zschr. Naturwiss.*, 42, p. 485-522.

LANG (J.). — 1935. — Le développement postembryonal du genre *Apfelbekia* Verh. *Vest. ceskost. Zool. spolec.* Praze, 2, p. 83-86.

LATZEL (R.). — 1884 — Die Myriapoden der österreichisch-ungarischen Monarchie, 2, Wien.

LAWRENCE (R. F.). — 1947. — Some observations on the postembryonic development on the Natal forest Centipede, *Cormocephalus multispinus* (Krap.). *Ann. Natal Mus.*, 9, part 1, p. 139-156.

LIGNAU (N. G.). — 1911. — Über die Entwicklung der *Polydesmus abchasius*. *Zool. Anz.*, 37, p. 144-153.

MANTON (S. M.). — 1928. — On the embryology, of a mysid Crustacean *Hemimysis lamornae* *Phil. Trans. B.*, 216, p. 363-463.

— 1928. — On some joints in the anatomy and habits of the Lophogasthrid Crustacea. *Trans. roy Soc. Edinburg*, 56, p. 103-119.

— 1954. — The evolution of Arthropodan locomotory mechanisms. Part. 4. The structure, habits and evolution of the Diplopoda. *Journ. Linn. Soc. London, Zool.*, 42, n° 286, p. 299-368.

— 1958. — The evolution... Part. 6. Habits and evolution of the Lysiopetaloides (Diplopoda), some principales of leg design in Diplopoda and Chilopoda, and Limb structure of Diplopoda. *Ibid.*, 43, n° 293, p. 487-556.

— 1961. — The evolution... Part. 7. Functional requierements and body design in Colobognatha (Diplopoda), to gether with a comparative account of Diplopod burrowing techniques trunk musculature and segmentation. *Ibid.*, 44, n° 299, p. 383-460.

Source : MNHN, Paris

MANTON (S. M.). — 1966. — The evolution... Part 8. Functional requirement and body design in Chilopoda, together with a comparative account of their skeleto-muscular systems and an appendix on a comparison between burrowing forces of Annelids and Chilopods and its bearing upon the evolution of the arthropodan haemocoel. *Journ. Linn. Soc. London, Zool.*, 46, n° 306/7, 251 p.

— 1964. — Mandibular mechanisms and the evolution of Arthropods. *Phil. Trans. roy. soc. London, ser. B., Biol. Sci.*, 247, n° 737, p. 1-183.

METSCHNIKOFF (E.). — 1874. — Embryologie der doppelfussigen Myriopoden. *Zschs. Wiss. Zool.*, 24, p. 253-283.

MILEY (H. H.). — 1927. — Development of the male gonopods and life history studies of a Polydesmid Millipede. *Ohio J. Sci. Columbus*, 27, n° 1, p. 25-41.

— 1930. — Internal anatomy of *Eurygurus erythropygus* (Brdt.). *Ibid.*, 30, n° 4, p. 229-249.

MURAKAMI (Y.). — 1956. — The development stadia of *Thereuonema hilgendorfi* Verh. *Zool. Mag.*, 65, n° 2, p. 37-41.

— 1956. — The life history of *Thereuonema hilgendorfi* Verh. *Ibid.*, 65, n° 2, p. 42-46.

— 1958. — The life history of *Bothropolys aspiratus* Koch. *Ibid.*, 67, n° 1, p. 217-223.

— 1959. — Postembryonnic development of the common Myriapoda of Japan. I. The anamorphic development of the leg-bearing segments of *Scutigeridae* and a new aspect on the problem of its tergite. *Ibid.*, 68, n° 5, p. 193-199.

— 1959. — Postembrionnic development... II. *Thereuopoda ferox* Verh. *Ibid.*, 68, n° 9, p. 324-329.

— 1960. — Postembryonnic development... III. *Lithobius pachypedatus* Tak., I. Anamorphic stadia. *Ibid.*, 69, p. 121-124.

— 1961. — Postembrionnic development... VII. *Monotarsobius nihamensis* Mur., I. Hemianamorphic stadia of the female. *Ibid.*, 70, n° 4, p. 125-130.

— 1961. — Postembrionnic development... IX. Anamorphic stadia of *Esastigmatobius longitarsis* Verh. *Ibid.*, 70, n° 12, p. 430-434.

NAIR (K. B.). — 1939. — The reproduction, oogenesis, and development of *Mesopodopsis orientalis* Tatt. *Proc. Indian Acad. Sci.*, 9, p. 175-223.

NEEDHAM (A. E.). — 1946. — On relative proportions in serially repeated structures (sinometry). I. Links and Body-segments of *Lithobius forficatus* L. *Proc. zool. Soc. London*, 15, n° 3-4, p. 345-370.

PLUGFELDER (O.). — 1932. — Über den Mechanismus der Segmentbildung bei der Embryonalentwicklung und Anamorphose von *Platyrrhacus amauros* Attems. *Zeits. wiss. Zool.*, 140, p. 650-723.

RAVOUX (Ph.). — 1947. — La musculature du tronc de *Scutigerella immaculata Newp.*, *Ann. Sci. nat. Paris (Zool.)*, 11, fasc. 9, p. 63-107.

— 1959. — Etudes sur la segmentation des Symphyles basée sur la morphologie définitive et la postembryogenèse suivie de considération sur la segmentation des autres Myriapodes. Thèse Doctorat soutenue à Dijon (358 p. en 3 fasc.).

— 1962. — Etude sur la segmentation des Symphyles fondée sur la morphologie définitive et la postembryogenèse suivie de considérations sur la segmentation des autres Myriapodes. Thèse, 471 p.

RILLING (G.). — 1960. — Zur Anatomie des braunen Steinläufers *Lithobius forficatus* L. (Chilopoda). Skelettmuskelsystem, peripheres Nervensystem und Sinneorgane des Rumpfes. *Zool. Jahrb.* (Anat.), 78, H. 1, p. 39-128.

ROSSI (G.). — 1902. — Sulla organizzazione dei Miriapodi. *Ric. Labor. Anat. Roma*, 9, p. 5-88.

ROTHENBÜHLER (H.). — 1900. — Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Diplopodenfauna der Schweiz. *Rev. Suisse Zool.*, 8, p. 167-192.

SAUDRAY (Y.). — 1961. — Recherches biologiques et physiologiques sur les Myriapodes Diplopodes. *Mem. Soc. Lin. Normandie, Nouv. sér., Zool.*, n° 1, p. 1-126.

SAHLI (F.). — 1958. — Données sur le développement post-embryonnaire du Diplopode *Tachypodoiulus albipes* C. L. K. *C. R. Acad. Sci.*, 246, p. 2037-2039.

— 1961. — La succession des différentes formes ♂ au cours de la periodomorphose chez le Diplopode *Tachypodoiulus albipes* C. L. K. *C. R. Acad. Sci.*, 253, p. 3094-3095.

— 1963. — Le développement post-embryonnaire en fonction de l'altitude chez le Diplopode *Tachypodoiulus albipes* C. L. K. *C. R. Acad. Sci.*, 256, p. 2019-2021.

SAHLI (F.). et LAVRUT (F.). — 1963. — Données sur le développement post-embryonnaire du Diplopode *Cylindroiulus teutonicus* Poc. *Ibid.*, 256, p. 1828-1830.

Source : MNHN, Paris

SAVI (P.). — 1819. — Osservazioni sull'*Iulus foetidissimus*. *Opusc. scient.*, Bologna, III, p. 97.

SCHUBART (O.). — 1947. — Os Diplopoda da viagim do naturalista anterior leitao de Carvalho aos Rios Araguaia E amazonas em 1939 e 1940. *Bol. Mus. Nac., Zool.*, 82, p. 1-74.

— 1949. — Os Diplopoda de algunas ilhas do litoral Paulista. *Mem. Inst. Butantan*, 21, p. 203-254.

— 1950. — *Cryptodesminae* de Itatisia da serra dos orgaos e do distrito federal, Brasil Proterospermophora Diplopoda). *Ann. Acad. Brasileira Cien*, 22, n° 4, p. 385-403.

— 1952. — Um Diplopoda (*Calyunodesmus sodalis* n.sp.) companheiro de formigas em Graçao (Proterospermophora *Stylodesmidae*). *Ibid.*, 24, n° 4, p. 437-442.

— 1954. — Über einige von Professor H. Janetschek in der hoch alpin-nivalen Region der Dauphiné gesammelte Diplopoden. *Oster. Zool. Zeits.*, V, H. 3, p. 350-365.

— 1954. — *Haplothysanus tuzelae* nov. sp., eine neue Odoniopygidae von Daloa (Côte-d'Ivoire) (Diplopoda, Opisthospermophora). *Bull. I.F.A.N.*, 17, sér. A, n° 2, p. 377-443.

— 1954. — Diplopodos argentinos del Museo de la Cuidad Eva Peron. I Fam. *Leptodesmidae*, II fam. *Sphaerotrichopidae*, III fam. *Stylodesmidae*, IV fam. *Cryptodesmidae*, V fam. *Polydesmidae*. *Nat. Mus. Univ. Nac. E. Peron*, 17, *Zool.*, Buenos Aires, n° 150, p. 154-155.

— 1955. — Proterospermophora oder Polydesmoidea von Französich West Afrika. *Bull. I.F.A.N.*, 17, sér. A, n° 2, p. 377-443.

— 1955. — Uma nova Idiurodesminae de Goias (Diplopoda, Proterospermaphora, *Stylodesminae*). *Ann. Acad. Brasil Cien.*, 27, n° 1, p. 91-96.

— 1957. — *Cryptodesmidae* di litorai do estado de Sao Paulo. *Ann. Acad. Cien*, 28, n° 3, p. 373-386.

— 1959. — Sobre alguns Diplopoda do estado da Para (Brasil) colecionados par lauro travassos Gertrud Kloss e Fernando A. A. Pires. *Bol. Mus. Para em Goeldi, nov. ser., Zool.*, n° 16, p. 1-30.

— 1960. — Eine neue cavernicole *Stylodesmide* aus Marrokkos. *Bull. Soc. Sc. nat. Phys. Maroc*, 40, p. 27-32.

— 1960. — Ein weiterer beitrag zur Diplopoden-fauna Marrokkos. *Ibid.*, 40, p. 159-232.

— 1961. — Sobra algunas Cryptodesmidae do Estado de Sao Paulo. *Ann. Acad. Brasil Cien*, 33, n° 1, p. 107-110.

SEIFERT (B.). — 1932. — Anatomie und Biologie der Diplopoden *Strongylosoma pallipes* Oliv., *Zeits. Morph. Okol. Tiere*, 25, H. 2/3, p.

SEIFERT (G.). 1960. — Die entwicklung von *Polyxenus lagurus* L. *Zool. Jahrb. (Anat. Ont.)*, 78, Lief, 2, p.

— 1960. — Über die Métamérie 2. Ordnung bei Diplopoden. *Zool. Anz.*, 165, n° 11/12, p. 407-412.

SHINO (S. M.). — 1942. — Studies on the embryology of *Squilla oratoria* de Haan. *Mem. Coll. Sci. Kyoto*, 17 B, n° 1, p. 77-174.

SILVESTRI (F.). — 1898. — Antwort auf die Bemerkungen des Dr. C. Verhoeff (*Zool. Anz*, n° 555) über meine Note « Contribuzione alla conoscenza dei Diplopodi della fauna mediterranea » (Beiträge zur Kenntnis der Diplopoden der Mittelländischen Fauna). *Zool. Anz.*, n° 558, p. 316-318.

— 1898. — Sulla morphologie di Diplopodi 3ª a, 4ª note preliminari. III Sviluppo dei *Pachyiulus communis* (Savi). IV. Alcuni cenni di anatomia comparata. *R. Acc. Lincei*, 5, n° 7, p. 178-180.

— 1903. — Classis Diplopoda. Vol. 1. Pars. I *a*. Segmento, tegumento musculi *in* Berlese, Acari, Myriapoda et Scorpiones, etc., Portici, p. 5-272.

— 1949. — Segmentazione del Corpo dei Colobognati (Diplopodi). *Boll. Lab. entom. agr.*, 9, p. 115-121.

SNODGRASS (R. E.). — 1938. — Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. *Smiths. Misc. Coll.*, 97, p. 1-159.

— 1950. — Comparative studies of the jaws of mandibulate Arthropod. *Ibid.*, 116, p. 1-85.

— 1952. — A textbook of Arthropod Anatomy. New York a. London, p. 1-88.

STRASSER (C.). — 1957. — Diplopodi del Lazio. *Boll. Soc. Adr. Sc. nat.*, 49, p. 137-170.

VACHON (E.). — 1942. — Sur une variété nouvelle de *Pachybolus laminatus* Cook. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (2), 14, n° 5, p. 327-331.

— 1947. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire de *Pachybolus ligulatus* Voges. Les étapes de la croissance. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 11° sér., 2, p. 109-121.

VANDEL (A.). — 1949. — Généralités sur les Arthropodes *in* Grassé P.-P. *Traité de Zoologie*, Paris, 6.

Source : MNHN, Paris

VERHOEFF (K. W.). — 1894. — Eine neue Polydesmiden Gattung. *Zool. Anz.*, 17, n° 437, p. 5-9.

— 1894. — Beiträge zur Anatomie und Systematik der Iuliden, Versuch einer natürlichen Gruppierung derselben. *Verh. K. K. Zoll.-bot. ges. Wien*, 44, p. 137-162.

— 1896. — Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Myriopoden. IV Aufsatz. Ueber Diplopoden Tirols, der Ostalpen und anderer Gegenden Europas, nebst vergleichend-morphologischen und biologischen Mittheilungen. *Arch. Naturg.*, 62, Bd. 1, p. 187-242.

— 1896. — Zur Morphologie der Segmentanhänge bei Insecten und Myriopoden. *Zool. Anz.*, 19, n° 511, p. 378-383.

— 1896. — Même titre. *Ibid.*, 19, n° 512, p. 385-388.

— 1896. — Über die Copulationsorgane der Lysiopetaliden und ein *Lysiopetalum* aus Bosnien. *Ibid.*, 19, n° 518, p. 465-477.

— 1896. — Zoologische Ergebnisse einer von Dr. K. Escherich unternommenen Reise nach Kleinasien. 1. Theil Bearbeitung der Myriopoden, nebst anatomischen Beiträgen. *Arch. Naturg. Jahrg.*, 62, H. 1, p. 1-26.

— 1897. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie, Gattungs - und Artsystematik der Diplopoden, mit besonderer Berücksichtigung derjenigen Siebenbürgens. *Ibid.*, 20, n° 527/528, p. 78-88; 97-125.

— 1897. — Bemerkungen über abdominale Körperanhänge bei Insecten und Myriopoden. *Zool. Anz.*, 20, n° 539, p. 293-300.

— 1897. — Ueber Diplopoden aus Bosnien, Herzegowina und Dalmatien. II Theil Chordeumidae und Lysiopetalidae. *Arch. Naturg.*, 63, Bd. 1, p. 147-156.

— 1897. — Même titre. III Theil Chordeumidae und Lysiopetalidae. *Ibid.*, 63, Bd. 1, p. 181-204.

— 1898. — Ueber Diplopoden aus Bosnien, Herzegowina und Dalmatien; IV Theil. Iulidae; V Theil. Glomeridae und Polyzonidae. *Ibid.*, 64, Bd. 1, p. 119-160; 161-176.

— 1898. — Ueber Diplopoden aus Kleinasien. *Verh. K. Zool. bot. Ges*, 48, p. 292-305.

— 1899. — Ueber einige andere Diplopoden (Polyzoniiden, Glomeriden, Polydesmiden und Lysiopetaliden). *Arch. Naturg.*, 65, p. 220-230.

— 1899. — Beiträge zur Kenntniss paläarktischer Myriopoden. VIII Aufsatz. Zur vergleichenden Morphologie, Phylogenie, Gruppen - und Artsystematik der Chordeumiden. *Ibid.*, 65, Bd. 1, p. 95-154.

— 1899. — Même titre. IX Aufsatz. Zur Systematik, Phylogenie und vergleichenden Morphologie der Iuliden und über einige andere Diplopoden. *Ibid.*, 65, Bd. 1, p. 183-219.

— 1900. — Même titre. XIII Aufsatz. Zur vergleichenden Morphologie, Phylogenie Gruppen — und Artsytematik der Ascospermophora. *Ibid.*, 66. Bd. 1, p. 347-402.

— 1900. — Même titre. XII Aufsatz. Ueber Diplopoden aus Griechenland. *Zool. Jahrb. Syst*, 13, p. 172-204.

— 1901. — Même titre. XVIII Aufsatz : Über Diplopoden aus Süddeutschland und Tirol. *Jahr. Ver. Naturk Württ.*, 57, p. 81-111.

1901. — Même titre. XIX Aufsatz : Diplopoden aus Herzegowina, Ungarn und Baiern. *Arch. Naturg.*, 67, Bd. 1, p. 221-240.

— 1901. — Même titre. XX Aufsatz : Diplopoden der östlichen Mittelmeergebiete. *Ibid.*, 67, Bd. 1, p. 241-270.

— 1901. — Über die Coxalsäcke der Diplopoden und die phylogenetische Bedeutung der Colobognathen. *Zool. Anz.*, 24, n° 634, p. 601-604

— 1902. — Ueber Diplopoden. 1 Aufsatz : Formen aus Tirol, Italien und Cypern. *Arch. Naturg.*, 68, H. 3, p. 175-198.

— 1902. — Zur vergleichenden Morphologie der Coxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten. *Zool. Anz.*, 26, n° 687, p. 60-77.

— 1902. — Zur vergleichenden Morphologie der Chilopoden. *Ibid.*, 25, n° 651, p. 118-120.

— 1902-1925. — Myriapoda in *Bronn's Tierreichs*, Leipzig.

1903. — Über Diplopoden. 2. Aufsatz : Griechische Tausendfüssler. *Arch. Naturg.* 69, Bd. 1, H. 1, p. 135-154.

— 1903. — Über Diplopoden. 3. Aufsatz : Zur vergleichenden Morphologie des Iuliden-Gonopoden. *Ibid.*, Bd. 69, H. 2, p. 183-196.

— 1903. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Thorax der Insekten mit Berücksichtigung der Chilopoden *Nova Acta deuts. Akad. Naturg.* Halle, 81, n° 2, p. 63-124.

1903. — Über Tracheaten-Beine. 3. Aufsatz : Progoneata. *Sitz. Gesel. nat. Freun. Berlin*, n° 2, p. 82-103

Source : MNHN, Paris

— 1903. — Über die Interkalarsegmente der Chilopoden mit Berücksichtigung der Zwischensegmente der Insekten. *Arch. naturg.*, 69, Bd. 1, p. 427-444.

— 1905. — Über die Entwicklungsstufen der Steinläufer Lithobiiden und Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. *Zool. Jahrb. (Syst.)*, sup. VIII, p. 195-298.

— 1905. — Zur Morphologie, Systematik und Hemianamorphose der Scutigeriden. *Sitz. Ber. Ges. Naturf. Berlin*, n° 2, p. 9-60.

— 1906. — Über Diplopoden. 4. (24) Aufsatz : Zur Kenntnis der Glomeriden (zugleich Vorläufer eine *Glomeris*-Monographie) (Beiträge zur Systematik Geographie, Entwickelung, vergleichenden Morphologie und Biologie). *Arch. Naturg.*, 72, Bd. I, H. 2, p. 107-226.

— 1906. — Über Diplopoden. 5. (25.) Aufsatz : Zur Kenntnis der Gattung *Gervaisia* (Opisthandria). *Zool. Anz.*, 30, p. 790-882.

— 1907. — Über Diplopoden. 10. (30.) Aufsatz : Zur Kenntnis der Iuliden und über einige Polydesmiden. *Arch. Naturg.*, 73, Bd. 1, H. 3, p. 423-474.

— 1908. — Über Diplopoden. 8. (28.) Aufsatz : Ein neuer Strand - Iulide und seine biologisch-morphologische Bedeutung. *Zool. Anz.*, 32, n° 17, p. 486-495.

— 1908. — Über Diplopoden. 9. (29.) Aufsatz : *Gervaisia* und *Polyzonium*. *Ibid.*, 32, n° 18, p. 521-536.

— 1909. — Über Diplopoden. 16. (36.) Aufsatz : Zur Kenntnis der Glomeriden. *Ibid.*, 35, n° 415, p. 101-124.

1909. — Ueber die Vulven der Ascospermophora, das Cyphopodensegment und Spermatophoren als Begattungs-zeichen, eine Vorläufige Mitteilung. *Sitzb. Ges. Naturf. Freunde Berlin*, n° 4, p. 219-225.

— 1910. — Über Diplopoden. 11.-15. Aufsatz (31.-35.) : Beiträge zur Kenntnis der Glomeriden, Iuliden, Ascospermophora und Lysiopetaliden, sowie zur Fauna Sizilliens. Untersuchungen über Art und Gruppensystematik, Morphologie, nachembryonale Entwicklung, Biologie und Geographie. *Nova Acta Abh. Kaiserl. Leop. Carol Deut. Akad. Naturf.*, 92, n° 2, p. 139-148

— 1911. — Ueber Diplopoden. 49. Aufsatz. Zur Kenntnis der Merium der Iuloidea und über Proterotuliden. *Zool. Anz.*, 38, p. 531-546.

— 1911. — Ueber Diplopoden. 46. Aufsatz. *Tessinosoma* n.g. und die Cyphopoden der Mastigophorophyllidae. *Sitzb. Ges. Naturf. Freunde, Berlin*, n° 6, p. 286-297.

— 1911. — Über Diplopoden, 45. Aufsatz. *Xylophageuma*, eine neue Gattung der Orobainosomidae. *Zool. Anz.*, 38, n° 7/8, p. 193-208.

— 1912. — Zur Kenntnis der Neoalraotosomiden; (Über Diplopoden, 51. Aufsatz). *Ibid*, 39, n° 8/9, p. 320-336.

— 1912. — *Dendromonomeron* m. Typen der Cheirile und ein neues Entwicklungsstadium von *Gervaisia*. (Über Diplopoden 56. Aufsatz). *Ibid.*, 41, n° 2, p. 71-86.

— 1912. — Zur Kenntnis einiger mitteleuropäischer Chilognathen und der Schläfenorgane der Plesiocerata (Über Diplopoden 57. Aufsatz). *Sitzb. Gesel. nat. Freunde Berlin*, n° 8, p. 415-438.

— 1913. — Erscheinungszeiten und Erscheinungsweisen der reifen Tausendfüssler Mitteleuropas und zur Kenntnis der Gattungen *Orobainosoma* und *Oxydactylon* (Über Diplopoden, 64. Aufsatz). *Zool. Bot. Ges. Wien*, 63, p. 334-381.

— 1913. — Zwei neue Gattungen der Trachyzona n. superfam. der Ascospermophora (Über Diplopoden, 62. Aufsatz). *Zool. Anz.*, 42, n° 5, p. 125-143.

— 1913. — Die Ordnungen der Proterandria und zur Kenntnis der Cambaliden (Über Diplopoden, 65. Aufsatz). *Ibid.*, 43, n° 2, p. 49-65.

— 1913. — *Syngonopodium* n.g. (Über Diplopoden, 63. Aufsatz). *Sitzb. Gesel. nat. Freunde, Berlin*, p. 269-280.

— 1913. — Zwei neue Iuliden-Gattungen aus den Tauern (Über Diplopoden, 67. Aufsatz). *Zool. Anz.*, 43, n° 4, p. 145-161.

— 1913. — Ueber Diplopoden. 59. Aufsatz. Die weiblichen Fortpflanzunswerkzeuge von *Listrocheiritium* und *Vacheiriophoron*. *Ibid.*, 41, n° 9, p. 398-409.

— 1913. — Ascospermophoren aus Japan (Über Diplopoden 69. Aufsatz). *Ibid*, 43, n° 8, p. 342-370.

— 1914. — Zur Kenntnis einiger alpiner Chilognathen (Über Diplopoden, 75. Aufsatz). *Ibid.*, 45, n° 5, p. 219-238.

— 1915. — Die Kreise des alemannischen Gaues: der hel vetische Rheintaldurchbruch und zwei neue deutsche Chordeumiden (Über Diplopoden, 79. Aufsatz). *Ibid.*, 45, n° 9, p. 398-419.

— 1915. — Zur Kenntnis deutscher Symphyognathen (Über Diplopoden 81. Aufsatz). *Ibid.*, 45, n° 11, p. 483-510.

— 1915. — Zur Kenntnis der Plesiocerata (Über Diplopoden, 82. Aufsatz). *Ibid.*, 46, n° 1, p. 16-29; 43-62.

Source : MNHN, Paris

VERHOEFF (K. W.). — 1916. — Abhängigkeit der Diplopoden und besonders der Iuliden-Schaltmännchen von äusseren Einflüssen. (84. Diplopoden Aufsatz). *Zeits. wiss. Zool.*, 116, p. 535-586.

— 1916. — Beiträge zur Kenntnis der Gattungen *Macheiriophoron* und *Craspedosoma* (Über Diplopoden, 76. und 77. Aufsatz). *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 39, p. 273-416.

— 1916. — On the occurence of *Brachychaeteuma*, *Titanosoma* und *Polymicrodon* in England. *Trans. Nat. hist. Nothumberland*, 4, p. 143-167.

— 1921. — Über Diplopoden der Riviera und einige alpenländische Chilognathen (92. Diplopoden Aufsatz). *Arch. Naturg.*, Bd. 1, H. 2, p. 1-110.

— 1921. — Über Myriapoden von Juan Fernandez und der Osterinsel (99. Diplopoden Aufsatz). *Nat. hist. Juan Fernandez*, C. Jkottsberg, 3, p. 403-418.

— 1923. — Pérlodomorphose (96. Aufsatz). *Zool. Anz.*, 56, n° 9/10 et 11/1 13, p. 233-254.

— 1924. — Myriapoda : Diplopoda in Results of Dr. E. Mjöberg's Swedish Scientific Expeditions to Australia 1910-1913. *Ark. Zool. Sven Vetensk*, 16, n° 5, p. 1-142.

— 1925. — Neue Diplopoden - Beiträge. (95. Diplopoden Aufsatz.) *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 50, p. 61-122.

— 1926. — Über einige südalpine Chilognathen (102. Diplopoden Aufsatz). *Zool. Anz.*, 66, H. 1/4, p. 65-81.

— 1926. — Chilognathen-Beiträge. (103. Diplopoden Aufsatz). *Ibid.*, 68, H. 3/4, p. 57-71; 109-127.

— 1926-1928. — Diplopoda *Bronn's Tierreichs*, Bd. 5, p. 1-2084.

— 1927. — Beiträge zur Systematik, Morphologie und Geographie europäischer Ascospermophoren. (107. Aufsatz über Diplopoden.) *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 54, p. 243-314.

— 1927. — Adatok a nagy magyar alföld Diplopoda-Faunapanak ismeretihez. 106. Diplopoda-Közlemeny. *Allat. Kozlem.*, 24, n° 1/2, p. 81-83; 120-122.

— 1927. — Über Diplopoden des Bayrischen Waldes. (105. Aufsatz.) *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 53, p. 147-174.

— 1928. — On Diplopoda in the Australian-Museum, Sydney. (Conlribution 101 on Diplopoda.) *Rec. Austral. Mus.*, 16, n° 2, p. 79-115.

— 1928. — Neue und besonders ostalpine Chilognathen-Beiträge. (108. Aufsatz.) *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 55, p. 253-328.

— 1928. — Zur Kenntnis der Diplopoden fauna Ungarns. (109. Aufsatz Diplopoden) *Allat. Kötzlem.*, 25, p. 124-126; 182-199.

— 1928. — Durch Zucht erhaltene Formen des *Polydesmus complanatus illyricus* Verh., und ihre Bedeutung, sowie Beurteilung der Elongation. (110. Diplopoden Aufsatz). *Zeits. Morph. Ökol. Tiere (Abt. A.)*, 12, 3/4 H., p. 684-705.

— 1929. — Eine neue Diplopoden une eine neue Isopoden-Cattung aus dem Labyrinth Kretas. *Mitt. Hohl. Karst.* H. 4, p. 113-123.

— 1929. — Zur Systematik, vergleichenden Morphologie und Geographie europäischer Diplopoden, zugleich ein zoogeographischer Beitrag. (111. Diplopoden Aufsatz). *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 57, p. 555-659.

— 1929. — Über neue ostalpine Chilognathen. (113. Diplopoden Aufsatz). *Ibid.*, 58, p. 481-520.

— 1930. — Eine cavernicole Symphyognathen-Gattung aus Georgien, Transcaucasien. (118. Diplopoden Aufsatz). *Mitt. Hohl. Karstf.*, H. 2, p. 33-39.

— 1930. — Arthropoden aus südostalpinen Höhlen, gesammelt von K. Strasser. 3 Aufsatz : *Acherosoma* und seine verwandtschaftlichen Beziehungen. *Ibid.*, H. 1, p. 1-12.

— 1930 — Même titre. 4. Aufsatz. *Ibid.*, H. 2, p. 40-43.

— 1930. — Même titre. 5. Aufsatz. *Ibid.*, H. 4, p. 97-111.

— 1930. — Zur Geographie, Ökologie und Systematik südalpenländischer Chilognathen. (116. Aufsatz). *Zeitsch Morph Ökol. Tiere (Abt. A)*, 18. Bd., 4. H., p. 575-668.

— 1930. — Über Diplopoden aus Italien, namentlich Piemont. (114. Diplopoden Aufsatz). *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 59, p. 387-446.

— 1930. — Zur Kenntnis Italienischer Diplopoden. (119. Aufsatz). *Ibid.*, 60, H. 3/4, p. 281-326.

— 1931. — *Pseudopolydesmus* « im Wechsel der Zeiten ». *Zool. Anz.*, 94, H. 11/12, p. 305-318.

— 1931. — Arthropoden aus südostalpinen Höhlen, gesammelt von K. Strasser. 6. Aufsatz. Mitt. *Hohl. Karstf.*, H. 1, p. 14-30.

— 1931. — Chilognathen aus den Bergamasker Alpen und Nachbargebieten; auch über zwei neue Gattungen der Polydesmoiden aus Spanien und Japan. (121. Aufsatz). *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 61, H. 4, p. 397-452.

— 1932. — Diplopoden Beiträge (124. Diplopoden Aufsatz). *Ibid*, 62, H. 5/6, p. 469-524.

Source : MNHN, Paris

VERHOEFF (K. W.). — 1932. — Diplopoden besonders aus den östlichen Apenninen. (125. Aufsatz Diplopoden). *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 63, H. 3, p. 300-351.

— 1932. — Zur Geographie, Ökologie und Systematik der Diplopoden Nordwestitaliens. *Arch. Naturg. (Abt. B.)*, (N.F.), Bd, 1, H. 4, p. 517-645.

— 1933. — Arthropoden aus südostalpinen Höhlen gesammelt von K. Strasser. 7. Aufsatz. *Mitt. Hohl. Karstf.*, H. 4, p. 1-21.

— 1933. — Schwedisch-Chinesische wissenschaftliche Expedition nach den nordwestlichen Provinzen Chinas, unter Leitung von Dr. S. Hedin und Prof. Sü Ping-Chang *Ark. Zool. Stockholm*, 26 A. n° 10, p. 1-41.

— 1934. — Über einige meist neue Diplopoden aus den zentralen Südalpen. (134. Aufsatz). *Zool. Anz.*, 107, H. 5/6, p. 140-154.

— 1935. — Neue ostasiatische Colobognathen. *Ibid.*, H. 3/4, p. 62-73.

— 1935. — Zwei neue Diplopoden aus dem Türkenloch Niederösterreichs. Mitt. *Hohl. Karstf.*, H. 4, p. 113-123.

— 1936. — Ueber einige indische Chilognathen gesammelt von Herrn S. Jones, Madras, *Rec. Ind. Mus.*, 38, Parl. II, p. 103-123.

— 1936. — Ueber einige ostasiatisch-oceanische Chilognathen. *Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc.*, 14, Part. 4, p. 226-235.

— 1936. — Über einige Myriapoden und einen Isopoden aus mediterranen Höhlen. *Mitt. Hohl. Karstf.*, H. 4, p. 155-162.

— 1936. — Zur Kenntnis der Glyphiuliden (Cambaloidea). (143. Diplopoden Aufsatz). *Zool. Anz.*, 113, H. 3/4, p. 49-62.

— 1936. — Die Sphaerotrichopidae der Südlichen Halbkugel und ihre Beziehungen. (146. Aufsatz). *Ibid.*, 114, H. 1/2, p. 1-14.

— 1936. — Zur Kenntnis ostasiatischer Strongylosomiden und Fontariiden. (149. Diplopoden Aufsatz). *Ibid.*, 115, H. 11/12, p. 297-311.

— 1936. — Ueber Diplopoden aus Japan gesammelt von Herrn Y. Takakuwa. *Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc.*, 14, Part. 3, p. 148-172.

— 1936. — Zur Systematik, Geographie und Ökologie der Diplopoden von Oberwallis und Insubrien. *Zool. Jahrb. (Syst)*, 68, H. 2/3, p. 205-272.

— 1936. — Chilognathen aus Nordwestitalien und über einige andere mediterrane Diplopoden. (128. Diplopoden Aufsatz). *Ibid.*, 68, H. 4/5, p. 353-444.

— 1936. — Kritische Untersuchung asiatischer Scutigeriden. *Zool. Anz.*, 115, n° 16, p. 1-18.

— 1937. — Ueber Diplopoden aus Bulgarien, gesammelt von Dr. Buresch und seinen Mitarbeiten. *Mitt. kön. naturw. Inst. Sofia*, 10, p. 93-120.

— 1937. — A new Genus of Colobognatha from the Cape Peninsula. *Ann. South. Afr.*, 32, Part. 3, p. 117-124.

— 1937. — New Colobognatha from South Africa. *Ibid.*, 32, Part. 3, p. 125-133.

— 1937. — Zur Kenntnis der Rhinocricidae. *Zool. Anz.*, 118, H. 3/4, p. 90-102.

— 1937. — Studien in Nordwestitalien 1929-1933. (129. Diplopoden Aufsatz). *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 70, H. 1/2, p. 87-170.

— 1937. — Zur Kenntnis indisch-ostasiatischer Diplopoden, Polydesmoidea. *Zool. Anz.*, 120, H. 11/12, p. 306-319.

— 1937. — Zwei neue Myriapoden-Gattungen aus Indien und ihre Stellung. *Ibid.*, 120, H. 5/6, p. 81-89.

— 1937. — Zur Kenntnis ostasiatischer Diplopoden. *Ibid.*, 117, H. 11/12, p. 309-321.

— 1937. — Zur Kenntnis ostasiatischer Diplopoden II. *Ibid.*, 119, H. 1/2, p. 33-40.

— 1937. — Zur Biologie der *Scutigera coleoptrata* und über die jüngeren Larvenstadien. *Zeits. wiss. Zool.*, 150, p. 262-282.

— 1938. — Über die Diplopoden des Zoologischen Museums in München. *Zool. Jahrb. (Syst.)*, 71, H. 1/2, p. 1-54.

— 1938. — Ostasiatische Höhlendiplopoden (148. Diplopoden Aufsatz). *Mitt. Karstf.*, H. 3, p. 83-93.

— 1938 — *Californiulus* n.g. und *Paeromopellus* n.g. Vertreter einer neuen Familie der Symphyognatha - Arthrophora. *Zool. Anz.*, 122, H. 5/6, p. 113-127.

— 1938. — Über einige amerikanische Myriapoden. *Ibid.*, 122, H. 11/12, p. 273-284.

— 1938. — Zur Kenntnis der Oxydesmiden. *Ibid.*, 124, H. 7, p. 161-174.

— 1939. — Diplopoden der Insel Mauritius und ihre zoogeographische Bedeutung. *Jen. Zeits. Naturw.* 73, p. 37-96.

— 1939. — Diplopoden von der Ryukyu-Insel Okinawa. *Trans. Biogeog. Soc. Japan*, 3, n° 2, p. 118-122.

— 1939. — Polydesmoideen, Colobognathen und Geophilomorphen aus Südafrica, besonders den Drakensbergen, Natal. *Ann. Natal Mus.*, 9, Part. 2, p. 203-224.

— 1939. — Über Diplopoden aus Kärnten. *Zool Anz.*, 126, H. 9/10, p. 227-239.

— 1939. — Zur Kenntnis ostasiatischer Diplopoden IV. *Ibid.*, 127, H. 11/12, p. 273-285.

Source : MNHN, Paris

VERHOEFF (K. W.). — 1940. — Über Diplopoden aus der Turkei. *Rev. fac. Sci. Univ. Istanbul*, ser. B, 5, fasc. 1/2, p. 1-42.

— 1940. — Das unbekannte ♂ von *Doliohoglyphius asper* Verh. aus Bin-Klu-Höhle. *Mitt. Karstf.*, H. 1, p. 20-24.

— 1940. — Über einige Diplopoden, Chilo-und Isopoden der Insel Ischia. *Zool. Anz.*, 131, H. 11/12, p. 271-287.

— 1940. — Aliquid novi ex Africa I. *Ibid.*, 130, H. 5/6, p. 104-119.

— 1940. — Zur Kenntnis ostasiatischer Diplopoden V (Polydesmoidea). *Ibid.*, 131, H. 5/6, p. 129-145.

— 1940. — Zur vergleichenden Morphologie der Colobognathen. *Arch. Naturg. N.F.*, 9, H. 4, p. 501-511.

— 1941. — Über Diplopoden des Chiemgaues, ein Beitrag zur Kenntnis der Zoogeographie Deutschlands. *Preus. Akad. wiss. Math. Kl.*, n° 12, p. 3-41.

— 1941. — Zur Kenntnis australischer Strongylosomiden und einiger anderer Diplopoden *Lund Univ. Ars.* N.F. Avd. 2, 36, n° 17, p. 1-25.

— 1941. — Diplopoden der Insel Ischia systematisch, morphologisch, phänologisch, ökologisch geographisch. *Zeit. Morph. Ökol. Tiere*, 38, H. 1, p. 147-196.

— 1941. — Asiatische Beiträge V, VI. *Rev. Fac. sci. Univ. Istanbul*, ser. B, 6, fasc. 3/4, p. 277-318

— 1941. — Studien an äthiopischen Diplopoden. *Jena Zeits. Naturw.*, 73, p. 231-274.

— 1941. — Zur Kenntnis ostasiatischer Diplopoden VI. *Zool. Anz.*, 136, H. 3/4, p. 62-70.

— 1941. — Myriapoden der Insel Fernando Po und den ankerapparat und die spermaleitung der Spirostreptiden (XVI. Beitrag zu den wissenschaftlichen Ergebnissen der Forschungsreise H. Eidemann nach Spanisch-Guinea, 1939/1940). *Zeits. Morph. Ökol. Tiere*, 39, H. 1, p. 76-97.

— 1941. — Ostasiatische Diplopoden aus Höhlen 3. Aufsatz. *Mitt. Hath. Karstf.*, H. 3/4, p. 34-45.

— 1942. — Ascospermophoren aus Japan und über neue japanischer Diplopoden. *Zool. Anz.*, 137, H. 11/12, p. 201-217.

— 1942. — Eine neue, westbalkanische, cavernicole Familie der Diplopoda - Ascospermophora und die fragwürdige Gattung *Macrochaetosoma* Ats. *Ibid.*, 139, H. 3/4, p. 54-66.

— 1942. — Diplopoden der Insel Kapri. *Ibid.*, 139, H. 11/12, p. 213-233.

1943. — Über einige Diplopoden aus Minas Gerais (Brasilien) *Arq. Mus. Nac.*, 37, p. 247-288.

— 1943. — Über Diplopoden der Insel Korsika. *Zool. Anz.*, 142, H. 11/12, p. 215-226.

— 1943. — Über Diplopoden aus der Turkei III. *Ibid.*, 143, H. 9/10, p. 216-242.

— 1944. — Zur Kenntnis der Cambaliden und über einige neue australische Formen derselben. *Ibid.*, 145, H. 1/4, p. 27-45.

— 1951. — Chilopoden und Diplopoden in : Beiträge Fauna Peru., 1, p. 1-68.

— 1951. — Diplopoda, Chilopoda und Isopoda terrestria vom Mt. Soralte in Latium. *Zool. Jahrb. (Syst.)* 80, p. 205-255.

— 1952. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Isopoden und Diplopodenfauna von Ischia und Capri. *Bonn. Zool. Beitr.*, 3, p. 125-150.

VOGES (E.). — 1878 *a*. — Beiträge zur Kenntnis der Iuliden. *Zsch. wiss. Zool.*, 31, p. 127-194

— 1878 *b*. — Zur Morphologie und Anatomie der Iuliden. *Zool. Anz.*, n° 16, p. 361-363.

— 1910. — Myriapodenstudien. *Ibid.*, 116, p. 75-135.

VOGT (C.) et JUNG (E.). — 1894. — Lehrbuch der praktischen vergleichenden. Anatomie, 2. Braunschweig, p. 769-958.

WALTON (L. B.). — 1903. — The arrangement of the segmental muscles in the Geophilidae and its bearing upon the double nature of the segment in Hexapoda and Chilopoda. *Science*, 17, n° 430, p. 485-486.

WEBER (H.). — 1933. — Lehrbuch der Entomologie. Jena.

— 1952. — Grundriss der Insektenkunde. 3. Supp. Stuttgart.

— 1959. — Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichter der Articulaten. *Fortschr. Zool.*, 9, p. 18-231.

WEST (W. B.). — 1952. — An analomical and cytological study of the ♂ reproductive system of a Virginia Millipede. *Austr. Diss. Univ. Virginia*, p. 67-69.

— 1953. — A analomical study of the male reproductive system of a Virginia Millepede. *Journ. Morph.*, 83, n° 1, p. 123-150.

ZOUBAFF (N. J.). — 1880 — Anatomie von *Lithobius fuciratus* L. *Fedts chirsk. Bibl. Masconi*, 32, p. 1-34.

— 1883. — Materialeu zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Geophilus ferrugineus* L. K. und *Geophilus proximus* (L. K.). *Nachr. ges. Freune Naturk. Anthr. Ethnol., Moskou*, 43, p. 1-77.

Source : MNHN, Paris

ABRÉVIATIONS

Couleurs	muscles homologues directeurs
Trames	muscles homologues
A	apophyse de la gula
A'	apophyse céphalique raccordée à la gula
ac	apophyse du coxoïde des appendices copulateurs
am	base coxale du télopodite des gonopodes
an	angiocoxite des gonopodes de Callipoidea
as	ampoule séminale
az	poche abritant la base coxale du télopodite des gonopodes terminée sur la *ptr* par l'invagination stigmatique
b	bourrelet de l'orifice du sac vulvaire des Harpagophortdae
bg	bride sternale
bo	bourrelet d'insertion de l'invagination stigmatique de la poche trachéenne des gonopodes
b.s	lèvre ventrale du diplosegment
bt	baguette trachéenne des Spirobolides
C	sillon postoccipital (costa du collum)
cc	crochet coxal
cd	condyle articulaire des gonopodes
ch	cheirite des gonopodes
ci	cimier de la vulve
cl	cloison de la fossette stigmatique du platosternite
cn	condyle du télopodite des Polydesmides
Co	coxoïde des gonopodes
col	colpocoxite des gonopodes des Callipoïdea
cox	apophyse de la base du télopodite des *Lysiopetalum*
cp	canal prostatique
cs	cloison sagittale des gonopodes
css	lumière du canal de l'ampoule séminale
d	diverticule apodématique de la vulve
db	bord du diptosegment
de	dépression appendiculaire des *P. 9 du* ♂
di VII	diplosegment VII
du	duplicature de l'orifice du sac vulvaire des Harpagophoridae
dv.i	muscle dorso-ventral intersegmentaire des Chilopodes
dv.s	muscle dorso-ventral segmentaire des Chilopodes
e	feuillet coxal externe des gonopodes
e.c	muscle extenseur du coxoïde des appendices transformés
e.c2	muscle extenseur du coxoïde des appendices transformés
e.f	muscle extenseur du fémoroïde des appendices copulateurs
e.fl	muscle extenseur du flagellum
ent	poche abritant la base coxale du télopodite des gonopodes (larves)
es	excroissance sphérique de la base des gonopodes des Spirobolides.
e.t	muscle extenseur du télopodite des gonopodes ou du cheirite
e.ti	muscle extenseur du tibia
e.ti'	muscle extenseur du tibia
ev	muscle en éventail
ex.a	muscle extenseur antérieur
ex.p	muscle extenseur postérieur
f.a	muscle fléchisseur antérieur
f.c	muscle fléchisseur du coxoïde des organes copulateurs
f.c2	muscle fléchisseur du coxoïde des organes copulateurs
fe	fémoroïde des gonopodes
f.f	muscle fléchisseur du fémoroïde des organes copulateurs

Source : MNHN, Paris

f.f1	muscle fléchisseur du fémoroïde des organes copulateurs
f.f2	muscle fléchisseur du fémoroïde des organes copulateurs
f.fl	muscle fléchisseur du flagellum
fl	flagellum des appendices copulateurs
f.m	fibre longitudinale médiane dorsale des Chilopodes
f.p	muscle fléchisseur postérieur
f.pl	fossette stigmatique du platosternile
f.t	muscle fléchisseur du télopodite ou du cheirite des gonopodes
f.t1	muscle fléchisseur du télopodite ou du cheirite des gonopodes
f.t2	muscle fléchisseur du télopodite ou du cheirite des gonopodes
f.ti	muscle fléchisseur du tibia
f.ti'	muscle fléchisseur du tibia
fx	paroi coxale interne des gonopodes
fy	paroi coxale externe des gonopodes
G ou g	gula
ga	gouttière apodématique de la vulve
g.c	muscle gula-capsule céphalique
gl	ampoule stigmatique des *P. 9* du ♂ des Odontopygides
gn ou GN	gonopodes
gnc	gonocoele
go	gorgerin
h	hanche des appendices
i	feuillet coxal interne des gonopodes
In	invagination de la baguette trachéenne du platosternite
Int	segment dit intermédiaire des Chilopodes
Int. Brôl.	segment dit intermédiaire de Brölemann
Int. vr	segment dit intermédiaire vrai
iv	invagination trachéenne des *P. 9* du ♂
j	apophyse de l'angiocoxite des gonopodes de *Callipus*
la	muscle longitudinal du sclérite postgonopodial
l.a.m	muscle longitudinal dorsal antérieur du segment microtergal
l.d	muscle longitudinal dorsal du diplosegent
l.d.i	muscle longitudinal dorsal interne du collum
l.d.m	muscle longitudinal dorsal médian du collum
l.d.s	muscle longitudinal dorsal submédian du collum
l.d.x	muscle longitudinal dorsal médian convergent du collum
l.inf	muscle longitudinal dorsal intersegmentaire des Chilopodes
l.in2	muscle longitudinal dorsal intersegmentaire des Chilopodes
l.p.m	muscle longitudinal dorsal segmentaire antérieur du segment microtergal
l.s	muscle longitudinal trachéo-sclérital (sclérite postgonopodial)
l.se	lèvre sternite-paracoxite des gonopodes
l.s.e	muscle longitudinal dorsal en éventail des Scolopendrides
l.s.p	muscle longitudinal dorsal segmentaire des Scolopendrides
l.s.s	muscle longitudinal dorsal segmentaire des Chilopodes
l.s.s'	muscle longitudinal dorsal segmentaire du macrotergite
l.v	muscle longitudinal ventral reporté généralement au second plan
l.v1, 2, 3	muscle longitudinal ventral des organes copulateurs
l.v g	muscle longitudinal ventral de la gula
l.y	muscle longitudinal intersegmentaire de la sclérification ou de la membrane des gonopodes
m	néoformations appendiculaires (*P. 9* ♂)
ma	formations latérales érectiles du territoire appendiculaire (*P. 9* ♂)
m.l	muscle dorso-latéral du diplosegment
m.n	faisceaux fibreux du nodule de la *P. 2* ♀ de *Callipus*
m.s	muscle phragma collaire-silique du gnathochilarium
n	nodule de la *P. 2* de *Callipus*
o	opercule de la vulve
o.a s m	muscle longitudinal dorsal oblique du segment telotergal

Source : MNHN, Paris

ob	muscle oblique de la *P. 9*
op	opisthomérite
or	orifice principal de la glande prostatique
os	muscle oblique sternal
ov	ovlducte
p	pénis
p	prophragma du diplosegment
pa	paracoxite
pc	prophragma collaire
pc	poche coxale
ph	apophyse phragmatique du collum
pl	platosternite
po	pièce chitineuse des gonopodes des Spirobolides
ps.d	sclérification discoïdale de la base des gonopodes des Spirobolides
pt, pt'	muscle procoxotergal de l'appendice des segments macrotergal et microtergal des Chilopodes
ptg	poche trachéenne des gonopodes
ptr	poche trachéenne
pt.v	poche trachéenne des *P. 9* ♂ des Spirostreptides
pu	invaginations érectiles de chaque membre des *P. 9* ♂ des Spirostreptides
r	repli du collum
r.a.s'	muscle rétracteur de la poche coxale
r.a.s2	muscle rétracteur de la poche coxale
r.a.t	muscle trachéo-télopodial
r.a.t'	muscle trachéo-télopodial (Harpagophoridae)
r.c, r.c2	muscle rétracteur du crochet coxal
rf	muscle rétracteur du flagellum
rh	repli transversal du territoire appendiculaire (*P. 9* ♂)
r.s	muscle trachéo-vulvaire (rétracteur sac vulvaire)
r.sa	muscle rétracteur du sac gonopodial
r.s.c', r.s c2	muscle rétracteur du sac coxal des gonopodes
rse	rainure séminale
r.v	muscle trachéo-vulvaire (rétracteur de la vulve)
r.ve	repli vertical du territoire appendiculaire (*P. 9* ♂)
s	sternite
sb	bandelette chitineuse réunissant le paracoxite à la base coxale du « télopodite » des gonopodes
sc	sclérites intercalaires ou sclérites
sc.p1, 2,...	muscle du sclérite postérieur I, 2,... des Diplopodes
sc.p2'	muscle du sclérite postérieur du sac vulvaire d'*Oxydesmus*
sc.x	sclérite postérieur du sac vulvaire d'*Oxydesmus*
sd	muscle sterno-dorsal
sd1, 2,...	muscle sterno-dorsal des *P. 1, 2,.*
s.o	muscle sterno-occipital
spg	sclérite postgonopodial
st	stigmate
sty	stylet prostatique
su	suture du diplosegment
sv	muscle sterno-ventral
sv1, 2, .	muscle sterno-ventral des *P. 1, 2,...*
sv3', 4',...	muscle sterno-ventral vertical des *P. 3, 4,...*
sv.l1, 2,...	muscle sterno-ventral longitudinal intersegmentaire des *P. 1, 2,...*
sv.l.v	muscle sterno-ventral longitudinal intersegmentaire de la vulve
sv.p	muscle sterno-ventral du plastosternite
sv.u	sac vulvaire
sv.v	muscle sterno-ventral de la vulve
sy	syncoxosternum ou tablier des appendices antérieurs des Diplopodes
t	muscle transversal des gonopodes
ta	tablier ou syncoxosternum
t.c	muscle trachéo-coxal intersegmentaire chiasmatique ou non

Source : MNHN, Paris

t.c' muscle trachéo-coxal intersegmentaire du complexe platosternal
t.ce muscle trachéo-céphalique
tc.g muscle trachéo-coxal des gonopodes (larves)
tc.g1, tc.g2 muscle trachéo-coxal des gonopodes et des *P. 9* d'Odontopygides
tc.p muscle tergo-coxal postérieur des appendices des Chilopodes (macrotergal)
tc.p' muscle tergo-coxal postérieur des appendices des Chilopodes (microtergal)
tc.po, tc.po1, 2,... muscle trachéo-appendiculaire des *P. 9*
t.c.r, t.c.r' muscle tergo-coxal rotateur des appendices des Chilopodes (macrotergal et microtergal)
tc.s, tc.s1, 2,... muscle trachéo-appendiculaire des *P. 9*
t.d muscle trachéo-dorsal
td.a muscle trachéo-dorsal antérieur
td.a1, 2,... muscle trachéo-dorsal antérieur des *P. 1, 2,...*
td.g, td.g' muscle trachéo-dorsal de la gula
td.g" muscle trachéo-dorsal de la gula
td.l muscle trachéo-dorsal latéral
td.p muscle trachéo-dorsal postérieur
td.p1, 2,... muscle trachéo-dorsal postérieur des *P. 1, 2,...*
td.p' muscle trachéo-dorsal postérieur du platosternite
td.s muscle trachéo-dorsal du sac vulvaire
td.v muscle trachéo-dorsal de la vulve
td.v.g muscle trachéo-dorsal de la vulve
te muscle tergo-epicoxal des appendices des Chilopodes
tel télopodite
t.g muscle trachéo-gonopodial des Spirobolides
t.go muscle transversal des gonopodes
tl muscle trachéo-latéral de la *P. 1*
t.m muscle gonopodial des Spirobolides
t.o.m muscle trachéo-appendiculaire oblique (*P. 9* ♂)
tp territoire collaire post-occipital
tp.c muscle trachéo-pénial chiasmatique
tr.c, tr.c' muscle trachéo-coxal de la *P. 2* ♀ de *Callipus*
trs trachéo-sternite
ts muscle trachéo-sclérital
tsc trachéo-sclérite des gonopodes
t.t muscle trachéo-syncoxosternal
t.t.g muscle paracoxite-base coxale du télopodite
t.t.g1, t.t.g2 muscle coxotélopodial des gonopodes (base coxale du télopodite)
ttr tronc trachéen fonctionnel du platosternite
tv muscle trachéo-ventral
tv1, 2,... muscle trachéo-ventral des *P. 1, 2,..*
tvc muscle transversal des *P. 9* (larve)

V vulve
va valves de la vulve
ve vésicule de la base de la rainure séminale
vst1, vst2 vestige de stigmates du platosternite

x muscle vertical des *P. 9* de Spirostreptides ♂ réunissant les poches trachéennes à la membrane du sac gonopodial

y muscle des stipes du gnathochilarium

z invaginations appendiculaires des *P. 9* ♂

Source : MNHN, Paris

I.N. - 66 0644 - 0 -67 072 - 2

Source . MNHN, Paris